ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

SÉRIE BIOLOGIQUE

№ 1—2

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

Москва ★ 1942 ★ Moscou

Ответственный редактор акад В. Л. Комаров
Заместители ответств. редактора: акад. И. И. Шмальгаузен
член-корр. АН СССР Х. С. Коштоянц

Printed in Soviet Union

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1—2, 1942 Classe des sciences biologiques

Е. Ф. ПОЛИКАРПОВА

ЗАВИСИМОСТЬ ИКРОМЕТАНИЯ ОТ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

(*Представлено академиком* И. И. Шмальгаузеном)

Введение

После того как Роуаном (Rowan, 1929), а затем Биссоннеттом (Bissonnett, 1931) установлена активизирующая роль света в развитии половых желез позвоночных, вышло большое количество работ различных авторов, подтверждающих это положение. Во всех этих работах можно различать два направления. Одно включало все большое количество представителей позвоночных из млекопитающих, птиц и рыб, на которых распространяется активизирующая роль света. Другое делало попытку выяснить механизм, при помощи которого происходит активизация половых желез под влиянием светового фактора. Вся группа работ со светом сыграла положительную роль в постановке вопроса о связях организма как целого с окружающей его природой и о связи отдельных факторов окружающей среды с важнейшими явлениями организма.

Накопленный материал по влиянию света на созревание половых желез различных позвоночных позволил вскрыть ряд новых взаимосвязей с окружающей средой. За последнее время вышли работы, вскрывающие влияние света на холоднокровных позвоночных, в частности на рыб.

Роуан в первых своих работах выдвинул положение о связях длины дня с миграцией рыб. Позднее Гувер и Губберд (Hoover and Hubberd, 1937) установили влияние длины светового дня на созревание половых продуктов форели. Ручьевая форель в природе мечет икру в октябре, ноябре и декабре. В опыт брались рыбы, которые ряд лет метали икру в декабре. Имелось 60 форелей, размещенных в аквариумах с одинаковой температурой воды. Два аквариума получали освещение таким образом, что каждую неделю световой день увеличивался на один час. После того как нормы добавочного света достигали 8 часов, каждый аквариум обрабатывался светом различным образом. В одном из аквариумов световой день систематически снижался. Другой аквариум оставался при том же увеличенном световом дне. Рыбы, получавшие уменьшение светового дня, начали метать икру 12 августа, т. е. на 4 месяца ранее, чем обычно. На основании этого материала авторы сделали вывод, что с помощью света можно управлять половым циклом ручьевой форели. Проведенные опыты с живородящей рыбкой (Turner, 1938) подтвердили активизирующую роль света в размножении рыб. Указанные рыбы в природе размножаются весной и ранним летом, осенью размножение значительно снижается, а зимой прекращается совсем. Дачей искусственного светового дня с сезонными колебаниями было вызвано размножение рыб в экспериментальную весну в то время, когда в природе

была зима. Наряду с этими данными, которые подтверждают активизирующее влияние света на цикличность половых желез рыб, имеется ряд других данных, отрицающих связь ритмов размножения рыб со светом. Результаты опытов Беннетта (Bennett, 1930) указывают на то, что свет не играет роли в созревании половых продуктов колюшки. Ритмичность ее размножения обусловливается температурой воды. Биссоннетт также утверждает, что свет не является обязательным фактором в развитии половых продуктов окуня, созревание которых регулируется температурой воды.

В результате проведенных опытов Уиндель, Бюргер (Wendell, Burger, 1939) считают, что увеличение светового дня не стимулировало развития сперматогенеза фундулюса и уменьшение светового дня не задерживало развития его в естественный половой сезон. Необходимым условием для развития половых продуктов фундулюса является наличие температуры воды не ниже 10° С, а для полного созревания половых продуктов нужна температура воды 14—20° С. Метьюз (Matthews, 1939) подтвердил, что свет не является необходимым условием для полового созревания фундулюса (Fundulus heteroclitus). Согласно его исследованиям фундулюс в природе мечет икру в мае, июне и июле. Опыты проводились в декабре. В опыте находилось две группы рыб. Одна из групп получила добавочный свет. В конце опытов разницы в развитии половых продуктов не было. В апреле были повторены эти опыты и дали те же результаты. Третья группа в апреле сидела в затемненном аквариуме 4 недели до естественного нереста, и цикл развивался нормально. Эти результаты подтверждают отсутствие какой-либо роли света в развитии половых желез в периоде полового покоя рыб. Полное отсутствие света не останавливает созревания в естественном половом сезоне. В этих опытах со светом проверялась также роль температуры воды в созревании половых желез, для чего 10 половозрелых рыб содержалось при температуре воды 21°. Контрольная группа рыб сидела при температуре 5,5°. Опыты проводились в декабре. Через 23 дня после начала опытов была заметна разница в развитии половых желез. Семенники рыб, сидевших в более холодной воде, значительно отстали в развитии. Опыты по влиянию температуры были проведены повторно в апреле и подтвердили полученные в декабре результаты; разница в развитии была ясно заметна уже через 9 дней. Таким образом, вполне очевидно, что для развития половых желез фундулюса является необходимым условием наличие определенной температуры воды. Низкая температура оказывает задерживающее влияние на созревание половых продуктов фундулюса. Иные результаты были получены в опытах с гальяном (Bullough, 1939). Половая активность Phoxinus laeves в природе наблюдается один раз в год весной. Опыты проводились с 1 декабря по 27 января. Одна группа рыб содержалась при температуре воды 17°, а вторая — при температуре воды 7°. Группа рыб, сидевшая при температуре 17°, имела развитие семенников первой фазы, тогда как рыбы, сидевшие при температуре 7°, совсем не имели развития. Давая двум группам с такой же температурой ежедневно по 17 часов добавочного света, мы обнаружили, что группа, получившая свет при температуре воды 17°, имела развитие семенников второй фазы, а группа, получившая добавочный свет при температуре воды 7°, развития не имела. Следовательно, свет производит стимулирующее действие на развитие семенников лишь в то время, когда семенники имеют уже развитие первой фазы; у тех же рыб, семенники которых находятся в покое, свет не играет стимулирующей роли. Таким образом, чтобы получить развитие семенников гальяна в периоде полового покоя, нужно дать рыбам не один внешний фактор, а комплекс их. Это положение подтверждают полученные нами данные на птицах. Нами установлено, что у воробьев, сезонно размножающихся в природе, комплексом внеш-

них факторов (свет, самец, гнездо) можно вызвать яйцекладку в периоде их полового покоя.

Связь ритмов половых желез с внешними факторами у каждого вида приобретена в процессе его эволюционного пути. Для каждого отдельного вида могут быть различные факторы внешней среды, стимулирующие половой цикл. Мы предполагаем, что для сезонно размножающихся птиц свет является мощным внешним фактором, стимулирующим созревание половых продуктов. Надо полагать, что некоторые рыбы также реагируют на свет, но главная роль в регуляции ритмов размножения рыб должна принадлежать температуре воды. В 1940 г. нами был проведен ряд опытов по выяснению связи половых ритмов рыб с внешними факторами. Мы проверяли связь икрометания с температурой воды, светом, самцом и гнездовым ландшафтом.

Эксперименты

Для наших первых опытов использованы маленькие сомики — каллихты (Callichtys fasciatus). Родиной их считается Южная Америка — места незначительных сезонных колебаний. Согласно указаниям Н. Ф. Золотницкого, каллихты размножаются в различное время года (август, сентябрь, март, май, июнь, декабрь). Надо полагать, что половой ритм их в естественных условиях регулируется не сезонными изменениями в природе, а какими-то иными факторами. Цель опытов — выяснение зависимости икрометания от внешних факторов. Опыты начались 15 января и закончились 29 мая. Первая серия проводилась в 4 аквариумах одного и того же размера, густо засаженных растительностью. Температура воды держалась не ниже 15° и не выше 21°. В аквариумах № 1 и 4 помещено по одной половозрелой самке и по три самца. В аквариумах № 2 и 5 сидело по три половозрелых самки без самцов. Первые два аквариума ежедневно освещались по 14 часов электролампами в 100 W. Последние два аквариума добавочного света не получали и пользовались естественным световым днем. Рыбы аквариумов № 1 и 4 имели одинаковые условия, но рыбы аквариума № 1 получали добавочный свет, а рыбы аквариума № 4 пользовались световым днем естественной длины. Самка аквариума № 1 начала откладывать икру с 19 января. До 29 мая она 9 раз метала икру и отложила всего 636 икринок. Самка аквариума № 4 начала откладывать икру 3 мая и отложила всего 167 штук. После того как свет был выключен, самка аквариума № 1 отложила в июле 55 икринок и в сентябре 81 икринку. Всего до сентября ею отложено 772 штуки. Самка аквариума № 4 в июне отложила 88 штук, в июле 34 штуки и в сентябре 5 штук. Всего с января по сентябрь ею отложено 294 икринки.

В аквариуме № 2, где сидели самки без самцов и получали добавочный свет, до 29 мая они отложили 69 икринок в три приема; до сентября после выключения света еще отложили три порции в количестве 55 штук. Всего три самки с января по сентябрь отложили 124 икринки. Самки аквариума № 5 до 4 июня икры не откладывали. После того как 4 июня к ним были подсажены самцы, появилась икра 8 и 19 июня в количестве 110 штук. Итак, самое большое количество икры отложено в аквариуме № 1, где самка сидела с самцами и получала добавочный свет. Самки аквариума № 2 получали свет, но не имели самцов и отложили икру в значительно меньшем количестве. В аквариуме № 5, где сидели самки без самцов и не получали добавочного света, икру они не метали совсем до тех пор, пока не был посажен самец, после чего они отложили икру (табл. 1). Этот материал дает нам право утверждать наличие стимулирующей роли самца в созревании половых клеток каллихта.

Таблица 1

Количество выметанной икры в зависимости от условий содержания

Аквариум № 1			Аквариум № 2			Аквариум № 4			Аквариум № 5		
Условия содержания	Результаты		Условия содержания	Результаты		Условия содержания	Результаты		Условия содержания	Результаты	
	Дата	Колич. икринок		Дата	Колич. икринок		Дата	Колич. икринок		Дата	Колич. икринок
♀♀3+ ♂♂6+ t от 16 до 21° + свет с 15.I до 29.V	19.I	40	♀♀3 + t от 16 до 21° + свет с 15.I до 29.IV	19.II	3	♀1+ ♂♂3+ t от 14 до 18°	3.V	32	♀♀3 + t от 14 до 18°	—	—
	3.III	95									
	5.III	65		8.III	56		13.V	46			
	10.III	31		27.V	10	—	23.V	89			
					69			167			
	23.III	167									
	2.IV	92									
	16.IV	56									
	20.V	52							4.VI — посажен самец	8.VI	29
	28.V	38								19.VI	81
		636									110

Для уточнения роли света с 27 февраля поставлены добавочные опыты в аквариумах № 6 и 7. В каждом аквариуме сидело по одной половозрелой самке и по два самца. Аквариум № 6 ежедневно освещался добавочным светом. Аквариум № 7 добавочного света не получал. Самка аквариума № 6 отложила икру в марте два раза и в апреле два раза, всего 314 икринок. Самка аквариума № 7 отложила за один раз в апреле 81 икринку. Хотя во всех случаях при освещении рыбы дали бо́льшую продуктивность икры, чем контроль, все же в контрольных аквариумах без добавочного света самки откладывали икру. От освещения вода в аквариумах всегда имела температуру на 2—3°, а иногда и на 4° выше, чем в контроле. Этот факт нам не позволяет сделать вывод о необходимости наличия длины светового дня для созревания самок.

Несколько контрольных гнезд, сидевших при низкой температуре, ни в одном случае не дали икры. Следовательно, первым и необходимым условием для икрометания каллихтов является наличие температуры воды не ниже 17°.

Для нормального икрометания необходимым условием является присутствие активного самца.

При наличии добавочного света замечено увеличение продуктивности икры.

Вторым объектом наших лабораторных экспериментов с рыбами были пятнистые гурами (Osphromenus trichopterus), родиной которых считаются Ост-Индия, Индо-Китай и Зондские острова. Живут они в слаботекучих и стоячих водах, размножаются в местах, густо заросших зеленью. В аквариумах могут жить лишь в том случае, если температура воды не ниже 15°, а размножаются при температуре воды не ниже 21°.

Этот объект в серии наших опытов был интересен тем, что метанию икры предшествует устройство самцом из пены подобия гнезда, куда затем помещается отложенная самкой икра. Под опытом находилось 15 пар половозрелых рыб. Каждая пара помещалась в отдельном аква-

риуме, 8 из которых были густо засажены растительностью, а 7 остальных растительности не имели совсем. Опыт начат 5 февраля. В трех аквариумах, засаженных зеленью, сидело 3 контрольных пары рыб при температуре воды, не превышающей 20°. За все время опытов до 1 апреля пары сидели спокойно, никаких особенностей в поведении самца не замечено.

В аквариумах № 1, 5 и 8, густо засаженных растительностью, при температуре воды 21—27°, самцами были сделаны «гнезда», а самками выметана икра, из которой вывелись мальки. В двух аквариумах, также засаженных растительностью, с температурой воды 21—27°, сидели самцы без самок. Они пытались по нескольку раз делать «гнезда», но не заканчивали их. В каждом из четырех следующих аквариумов, без растительности, сидели самец и самка при температуре воды 21—27°. Самцы во всех случаях делали «гнезда», но икру метала лишь одна самка. В одном из таких аквариумов (№ 2) при ухаживании самец убил самку, и к нему была подсажена другая, в присутствии которой он сделал новое «гнездо»; но и та самка икры не метала. В следующих трех аквариумах без растительности сидели самцы без самок и «гнезд» делать не пытались.

На фиг. 1 представлены рисунки морфологического состояния и гистологического строения половых желез двух самок, забитых 9 февраля. Рисунок *А* показывает состояние желез самки, убитой самцом в аквариуме № 2. Рисунок *В* показывает состояние желез самки, сидевшей в аквариуме при температуре 25° без самца. Железа самки № 2 по величине не отличается от железы самки № 3, но у первой на поверхности яичника ясно заметно наличие икринок, тогда как у самки № 3 яичник имеет гладкую поверхность. Гистологическая картина также указывает на большую зрелость яичника самки аквариума № 2.

Итак, при наличии необходимой температуры воды, но при отсутствии растительности самцы сделали «гнезда», однако лишь одна самка из пяти метала икру. В трех случаях, когда были все те же условия, но имелась растительность,— все самки выметали икру. Можно предполагать, что наличие растительности — одно из необходимых условий для метания икры у пятнистых гурами. В отсутствии самки самцы пытаются делать «гнезда», но не заканчивают их. В отсутствии и самок, и растительности они «гнезд» не делали.

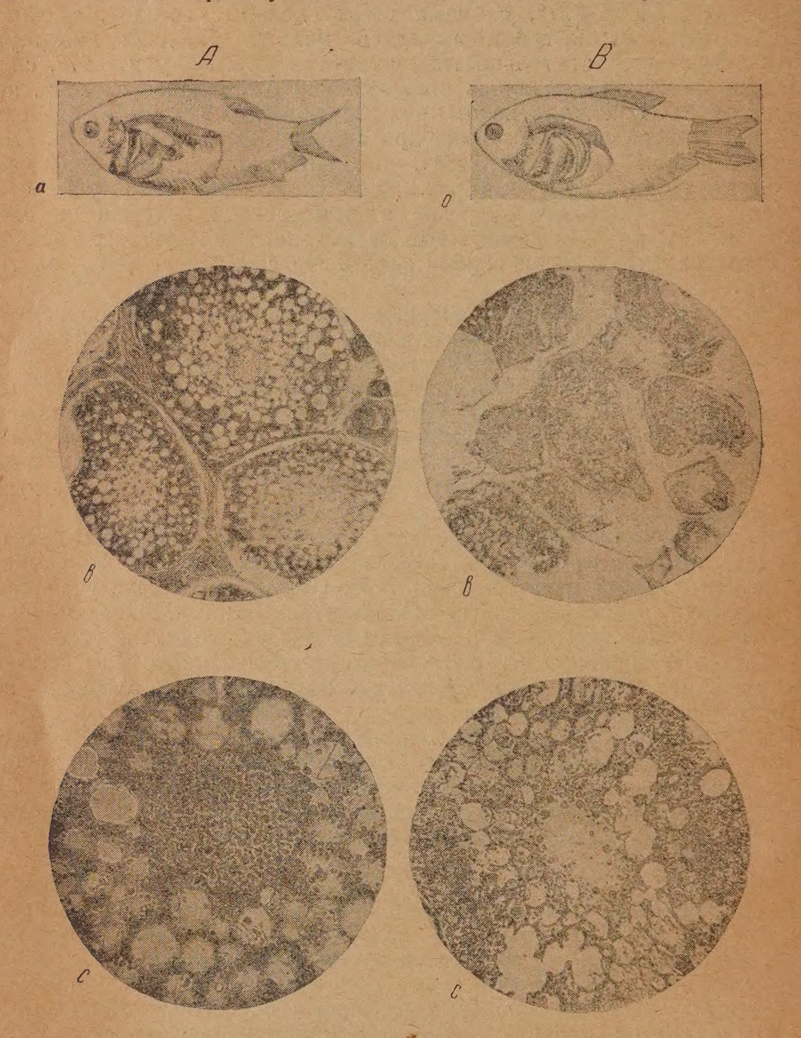
Для того чтобы самец начал приготовление «гнезда», необходимо присутствие самки. Наличие растительности вызывает только некоторую стимуляцию самца. Следовательно, внешние факторы—температура воды, наличие растительности как «гнездового ландшафта», сделанного самцом «гнезда» — являются регуляторами половых ритмов и икрометания у пятнистых гурами.

Весной 1940 г. мы наблюдали условия нереста зеркального карпа в одном из рыбхозов, находящихся вблизи Москвы. Готовясь к нерестовой кампании, работники рыбхоза держали самцов и самок в отдельных садках. Такой прием, по словам директора А. А. Хомчука, является общепризнанным. Если самки сидят отдельно от самцов, они икры не выбрасывают. По сообщению Хомчука, в практике его работы был такой случай, когда при перевозке среди самок-производительниц оказался самец, и многие самки выбрасывали икру в таких необычных условиях, как перевозка.

Утром 31 мая при температуре воды 17° с 11 до 13 час. в три нерестовых пруда из садков посажено по 2 самки и 3 самца. В первом нерестовом пруде в 3 ч. 30 м. 1 июня начался нерест и закончился в 13 часов.

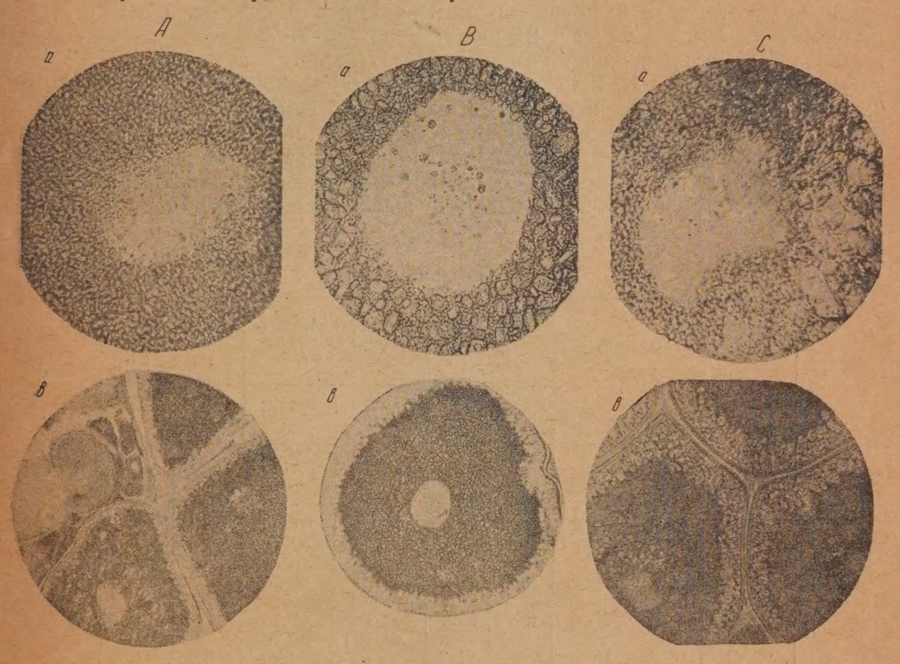
Во втором нерестовом пруде нерест начался в 7 ч. 30 м. утра 1 июня и закончился в 16 час. того же дня. В третьем пруде нерест не насту-

пил. Средняя температура воды в этот день была 16,5°. К вечеру наступило похолодание, пошел дождь. Второго июня средняя температура воды снизилась до 12,3°, средняя температура воздуха была 9,6°. В третьем пруде нерест так и не наступил. Четвертого июня в 12 час. дня пруд был спущен и производители пересажены обратно в садки. При пересадке констатировано следующее: при надавливании на брюшко у самцов вытекала сперма, у одной из самок вытекала икра.



Фиг. 1. *A a* — самка пятнистого гурами № 2, забита 9 февраля; сидела с самцом;
B a — самка пятнистого гурами № 3, забита 9 февраля; сидела без самца;
A b — микрофототография гистологического среза яичника самки № 2; объектив 10 мм, окуляр 10×;
B b — микрофотография гистологического среза яичника самки № 3; объектив 10 мм, окуляр 10×;
A c — микрофотография гистологического среза яичника самки № 2 при большом увеличении; объектив 40 мм, окуляр 10×;
B c — микрофотография гистологического среза яичника самки № 3 при большом увеличении; объектив 40 мм, окуляр 10×

В опытном пруде (№ 1) отсажены были самки, не годные для производства, и среди них оказался один самец. Первого июня одна из самок метала икру. При спуске воды этого пруда выловлено 3,5 тысячи мальков. Из этого же пруда 31 мая изъята большая самка весом 3 кг 300 г, из которой вынуто икры 180 г, 100 икринок которой весят 0,091 г. Стадия зрелости икры показана на фиг. 2.



Фиг. 2. *А* — стадия зрелости икры самки зеркального карпа, взятой 31 мая из опытного пруда № 1, где были самцы: *а* — микрофотография гистологического среза икры; объектив 10 мм, окуляр 10 ×; *b* — тот же объект при большом увеличении; объектив 40 мм, окуляр 10 ×;

В — стадия зрелости икры самки зеркального карпа, взятой 4 июня при пересадке из 3-го аквариума, где были самцы, но нереста не было: *а* — микрофотография гистологического среза икры; объектив 10 мм, окуляр 10 ×; *b* — тот же объект при большом увеличении; объектив 40 мм, окуляр 10 ×;

С — стадия зрелости икры самки зеркального карпа, взятой 23 июня; самки сидели без самцов: *а* — микрофотография гистологического среза икры; объектив 10 мм, окуляр 10 ×; *b* — тот же объект при большом увеличении; объектив 40 мм, окуляр 10 ×

На этом же рисунке показано состояние икры, взятой у самки № 4 при пересадке из третьего пруда,— вес 100 икринок равнялся 0,124 г. На этом же рисунке показана картина икры, взятой 23 июня от самки, сидевшей в садке без самцов. Вес 100 икринок этой самки равнялся 0,081 г. Объекты для гистологического исследования заливались желатином и окрашивались гематоксилином Эрлиха. Надо полагать, что наступившее понижение температуры задержало нерест в третьем пруде. В этот нерестовый пруд снова 14 июня посажены 2 самки и 4 самца при средней температуре: воды 16,6°, воздуха 13°. С 10-го числа температура воды и воздуха не падала ниже 15°. Нерест начался в 2 часа утра и окончился в 9 час. вечера 17 июня. С 15 по 18 июня были холодные ночи, так что в 7 час. утра вода имела температуру 13°. Потепление воздуха и воды началось днем 18 июня.

В нерестовый пруд 14 июня посажены для нереста 2 самки и 4 самца. Нерест начался 21 июня при средней температуре воды 21,2° и средней температуре воздуха 22,5°.

В три зимовальных пруда 14 июня посажены самцы и самки. В пруд № 1 посажены 4 самки и 5 самцов. Самки метали икру с 4 час. 21 июня и закончили утром 22 июня.

В пруды № 2 и 3 посажено по 3 самки и 5 самцов. В пруде № 2 икру метали с 4 до 22 час. 21 июня. В пруде № 3 начали метать икру в 22 часа 14 июня и закончили в 7 час. 17 июня.

В опытный пруд № 2 и нерестовый № 5 посажены самки и самцы 20 июня. В пруде № 2 сидело 6 самок и 6 самцов. Нерест начался с 9 час. 22 июня, и в 12 час. 23 июня было все спокойно. В нерестовике № 5 сидели 1 самка и 2 самца; нерест начался через 1 час после посадки, продолжался очень недолго, но при облове оказалось 45 тыс. мальков. Из опытного пруда № 2 от 6 самок выловлено всего 56 тыс. мальков.

Таблица 2

Нерест зеркального карпа

Дата нереста	Название пруда	Средняя температура (по С) в день нереста		Колебание температуры (по С) за последние 3 дня		Количество самок	Среднее колич. мальков, в тысячах на самку
		вода	воздух	вода	воздух		
1	2	3	4	5	6	7	8
1.VI	Нерест. № 1	16,5	15	—	—	2	32,5
1.VI	» № 2	16,5	15	—	—	2	40
14.VI	» № 4	16,6	13	от 15 до 17,9	от 15 до 17	2	35
14.VI	Зим. № 1	16,6	13	до 17,9	до 17	4	15,1
17.VI	Нерест. № 3	13,5	14	от 16 до 16,6	от 13 до 19	2	60
20.VI	» № 5	19	21,7	от 14 до 16	от 15 до 20	1	45
20.VI	Опыт. № 2	19	21,7	до 16	до 20	6	56
21.VI	Зим. № 2	21	22,5	от 16 до 19	от 18 до 21,7	3	90

В табл. 2 представлен материал по нересту зеркального карпа. Во всех случаях нерест проходил при температуре воды не ниже 16°, кроме одного случая 17 июня, когда нерест прошел при средней температуре воды 13,5°. Посадка была произведена за 3 дня до нереста при температуре воды 17°, и температура за эти три дня, когда самцы и самки сидели вместе, не была ниже 16°. В большинстве случаев, когда самки подсаживались к самцам, происходил в ближайшие часы нерест. Следовательно, для достижения окончательной зрелости самки нужно присутствие самца. Надо полагать, что для нереста зеркального карпа необходим определенный минимум температуры воды, который не должен быть ниже 16°.

Выводы

1. Учитывая результаты опытов ряда авторов и результаты наших экспериментов на рыбах, можно предполагать, что циклы половых желез ряда рыб зависят от факторов окружающей среды.

2. Определение связей нужно искать в том историческом пути, который пройден экспериментируемым объектом. Связи с внешней средой у отдельных видов рыб могут быть различны, в зависимости от того,

как и в каких условиях среды организм адаптировал функцию половой железы.

3. Половой цикл каллихтов (Callichtys fasciatus) зависит от наличия температуры воды, которая должна быть не ниже 15°. Самка в отсутствии самца или совсем не мечет икры, или если и мечет, то весьма незначительное количество икринок. На продуктивность икры влияет наличие добавочного света.

4. Для нормального икрометания пятнистого гурами (Osphromenus trichopterus) необходимо наличие температуры воды не ниже 21° и растительности. Икрометанию самки предшествует сделанное самцом «гнездо». Для того чтобы самец делал «гнездо», кроме наличия нужной температуры, необходимо присутствие самки.

5. Есть основания предполагать, что в периоде естественного нереста зеркального карпа зрелые самки мечут икру только при наличии самцов.

Институт эволюционной морфологии
им. А. Н. Северцова АН СССР

Поступило
15.III.1941

ЛИТЕРАТУРА

1. Машковцев А. А., Журнал общей биологии, т. I, № 1, 1940.
2. Мейен В. А., Тр. Всес. ин-та морского хозяйства и океанографии, т. II, 1939.
3. Мейен В. А., Изв. АН СССР, № 3, 1939.
4. Поликарпова Е. Ф., Доклады АН СССР, т. 26, № 1, 1940.
5. Bissonnett, The journ. of exper. zool., v. 58, 1931.
6. Bissonnett, Physiol. zool., v. 5, № 1, 1932.
7. Bissonnett, Proc. Roy. Soc. B., v. 110, № 2, 1932.
8. Bissonnett, Biol. Bull., 64, 1933.
9. Bissonnett, Ecology, v. 19, № 2, 1938.
10. Bissonnett, Ecology, v. 20, № 2, 1939.
11. Bullough W. G., Proc. zool. Soc. of London, v. 109, part I, 1939.
12. Hoover E. E., Science, № 2236, 1947.
13. Matthews S., The biol. Bull., v. 75, № 1, 1938.
14. Matthews S., The biol. Bull., v. 77, № 1, 1939.
15. Rowan, Proc. of the Bost. Soc. Nat. Hist., v. 38, p. 147, 1926.
16. Rowan, Proc. of the Bost. Soc. Nat. Hist., v. 39, № 5, 1929.
17. Rowan, Proc. Nat. Acad. Sci. Wash., v. 16, 1930.
18. Rowan, Biol. Review, 13, 4, 1938.
19. Rowan, Proc. zool. Soc. A., 108, 1938.
20. Turner, The biol. Bull., v. 75, № 1, 1938.
21. Wendell, Burger, The biol. Bull., v. 77, № 1, 1939.

E. F. POLIKARPOVA. DEPENDENCE OF SPAWNING ON THE ENVIRONMENT

SUMMARY

1. Basing ourselves on the results of our own experiments and also those made by other investigators, it may be assumed that the sexual cycles, in the case of a number of species of fish, depend on environmental factors.

2. In order to determine such correlation, a study should be made of the life history of the subject under experiment. The closeness of the correlation with the environment in different species of fish may differ depending on how and under what environmental conditions the organism adapted the functioning of its sex glands.

3. The sexual cycle of *Callichtys fasciatus* depends on the temperature of the water, which should not be less than 15° C. In the absence of the male the female either fails to spawn altogether or spawns only a few eggs. Additional light tends to increase the amount of roe.

4. For normal spawning *Osphromenus trichopterus* requires that the temperature of the water be at least 21° C and that it contains some vegetation. Prior to spawning of the female the male prepares a «nest». In order that the male should make the «nest», it is necessary not only that the water be of the required temperature but also that the female be present.

5. There are grounds for presuming that during natural spawning of the mirror carp the adult females spawn only when males are present.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÈMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1—2, 1942 Classe des sciences biologiques

Д. Е. РЫВКИНА

ДЫХАНИЕ ТКАНЕЙ ПРИ РЕГЕНЕРАЦИИ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузеном)

Предметом настоящего сообщения являются данные, полученные в результате дальнейшего изучения метаболизма тканей регенерирующего органа.

Ранее было обнаружено (Стриганова, 1939; Рывкина и Стриганова, 1939), что во время регенерации в связи с морфогенетическими процессами изменяются и протеолитические свойства тканей. Процессы внутренней дифференцировки при регенерации конечностей у аксолотля сопровождаются повышением протеолитической активности тканей; на этой же стадии в тканях регенерата полностью отсутствует окисленный глютатион, имеется только восстановленная его форма (Рывкина, 1940), и, согласно данным Окунева (1939), понижен окислительно-восстановительный потенциал. Во время наружной дифференцировки регенерата и роста вновь образованной конечности протеолитическая активность тканей падает ниже нормы, в тканях появляется окисленный глютатион; к этому же сроку, по указаниям Окунева, окислительно-восстановительный потенциал повышается до нормальных величин; таким образом, при регенерации, наряду с изменениями протеолитической активности, имеют место сдвиги окислительно-восстановительных реакций: окислительно-восстановительный потенциал понижается при увеличении протеолитической активности и повышается при торможении протеолиза.

Эти данные находятся в соответствии с указаниями ряда авторов, свидетельствующими, что регуляторами протеолитической активности являются окислительно-восстановительные реакции, обусловленные обратимым окислением и восстановлением редуцирующих веществ. Некоторые авторы подчеркивают непосредственное значение кислорода для направления действия протеолитических ферментов. Так, обнаружено, что окислительные реакции, идущие с освобождением кислорода в опытах in vitro, а также усиление дыхания в тканях растений связаны с синтезирующим действием протеолитических ферментов; наоборот, недостаток кислорода и ослабление дыхания создают условия, благоприятствующие гидролитическому действию протеиназ [Благовещенский, 1940, 1935; Рондони и Поцци (Rondoni u. Pozzi, 1933) и Мотес, 1932].

Отсюда возникает вопрос о том, как изменяется дыхательный метаболизм тканей на разных стадиях формообразовательного процесса — именно при повышении гидролитических свойств ткани и при их понижении. Существует весьма обширная литература по вопросу о дыхательном метаболизме при процессах развития, особенно по вопросу о дыхании при эмбриональном развитии. Шаксель (Schaxel, 1921), исходя из своей теории о недифференцированности клеток бластемы, сопоставляет развитие регенерата с развитием организма из яйца. С этой точки

зрения интересно сравнить метаболизм обоих процессов. Мы используем для сопоставления имеющиеся в литературе данные, касающиеся развития яиц амфибий.

Парнас и Красинская (Parnas u. Krasińska, 1921), изучая потребление кислорода в течение эмбриогенеза, нашли, что в процессе развития яиц лягушки поглощение O_2 возрастает, но неравномерно; имеются три подъема — в периоде гаструляции, во время замыкания невральной трубки и при образовании жабер. Особенно резкий подъем совпадает с закрытием невральной трубки. Авторы указывают, что морфологическая дифференцировка тканей сопровождается химической работой, выражением которой является повышение потребления O_2. Стефанелли (Stefanelli, 1938) измерял в сконструированном им респирометре обмен одного яйца и обнаружил, что наиболее высокий подъем поглощения O_2 имеется на стадии между гаструляцией и нейруляцией. Стефанелли связывает величину дыхания с морфогенетической активностью отдельных стадий онтогенеза. Браше (Brachet, 1934) и некоторые другие авторы нашли постепенное нарастание потребления O_2 в течение всего процесса развития — от начала дробления до стадии вылупления личинок. В опытах с выключением дыхания цианом и развитием в условиях анаэробиоза обнаружено (Браше и др. авторы), что чувствительность яйца к отсутствию O_2 по мере развития прогрессивно возрастает: дробление возможно без кислорода, гаструляция в отсутствии кислорода нарушается, а нейруляция совершенно не наступает. Отсюда следует, что дыхание играет более важную роль на поздних стадиях эмбриогенеза.

Дыхательный коэффициент развивающегося яйца лягушки также постепенно нарастает. После оплодотворения он определяется величиной 0,6 (Białaszewicz и Bledowski, цит. по Браше), в стадии сегментации — 0,66 (Браше). Парнас объясняет низкий дыхательный коэффициент первых стадий развития зародыша перестройкой белковых веществ, источником которых являются белки яйца. На более поздних стадиях QR повышается, достигая максимума 1,03 на стадии гаструлы (Браше); на стадии нейрулы и у головастика QR снижается до 0,98.

Таким образом, дыхательный метаболизм изменяется на разных стадиях эмбрионального развития в связи с формообразовательными процессами. Нами определялось поглощение O_2 и QR тканей регенерата в течение регенерации задних конечностей у аксолотля. Опыты проводились на аксолотлях в возрасте 6—9 мес. Поглощение O_2 и выделение CO_2 определялись манометрически в обычных респирометрах Варбурга с боковым резервуаром. Ткани нарезались ножницами, тщательно отделялись от крупных частей скелета, достаточно тонкие срезы помещались в рингер для холоднокровных, составленный по Кларку. Манометры заполнялись кислородом. Опыты проводились при температуре 22°.

Измерение поглощения O_2 производилось прямым методом. Для измерения выделения CO_2 употреблялся второй манометр, в сосудик вводился такой же объем жидкости, но без щелочи. Количество образовавшейся углекислоты X_{CO_2} вычислялось по формуле Диксона (Dixon, 1934):

$$X_{CO_2} = \left(h - \frac{X_{O_2}}{K_{O_2}}\right) K_{CO_2},$$

где K_{O_2} и K_{CO_2} — константы второго манометра, h — показание второго манометра, X_{O_2} — количество кислорода, поглощенного в первом манометре. Расчет коэффициентов производился по весу сухой ткани. Одновременно с тканями регенерата для сравнения производилось определение поглощения кислорода и выделения CO_2 тканями неповрежденных передних конечностей тех же аксолотлей. Специальная серия проведена с поглощением кислорода тканями развивающихся конечностей молодых аксо-

лотлей. Данные по дыханию тканей конечностей во время постэмбрионального развития приведены в табл. 1.

Таблица 1

Возраст аксолотлей	Стадия развития конечности	Q_{O_2}	Примечания
30 дней	Наружный бугорок	— 3,4	Зачаток конечности взят вместе с подлежащей тканью
32 »	Вытянутый зачаток конечности с неразделившимися пальцами	— 2,55	Взят только зачаток конечности
35 »	Неполное разделение 3 пальцев (конечность — 1 мм)	— 2,55	
38 »	Полное разделение 3 пальцев	— 2,1	
41 »	Рост конечности (конечность 6—4 мм)		
2,5 месяца		— 2,1	
6 »		— 1,98	
9 »		— 1,57	
12 »		— 1,14	
		— 0,96	

Из приведенных данных видно, что с возрастом аксолотлей поглощение кислорода тканями конечностей понижается. Ткань конечностей нормальных аксолотлей в возрасте 6—9 месяцев имеет следующие показатели: $Q_{O_2} = -1{,}35$, $Q_{CO_2} = +1{,}0$, $QR = 0{,}75$ (среднее из 8 опытов).

Измерение дыхания регенерирующих тканей показывает, что ткань регенерата на всех стадиях регенерации, начиная с самых ранних, поглощает больше кислорода, чем нормальные ткани (табл. 2). При сравнении по стадиям видно, что на более поздних стадиях поглощение O_2 хотя не резко, но постепенно повышается. Молодая ткань бластемы в первоначальный период образования и роста поглощает несколько меньше O_2, чем на последующих стадиях развития. Во время внутренней дифференцировки поглощение O_2 постепенно нарастает и достигает наиболее высоких цифр в периоде, когда становятся видны зачатки пальцев и начинают появляться зазубрины концевых фаланг, но пальцы еще не освобождаются из эпидермальной пленки. Здесь $Q_{O_2} = -3$, что больше чем в два раза превышает коэффициент дыхания неповрежденных конечностей этих же аксолотлей ($Q_{O_2} = -1{,}16$). Затем, когда продолжается наружная дифференцировка, поглощение O_2 начинает снижаться. Приблизительно через 40 дней после начала регенерации, в стадии роста вновь сформированной конечности, величина поглощения O_2 в молодом органе уравнивается с цифрами неповрежденной конечности. Следовательно, при регенерации имеется увеличение потребления O_2 по сравнению с нормальными тканями. Наибольший подъем совпадает со стадией внутренней дифференцировки, особенно с моментом, когда заканчивается гистологическая дифференцировка стопы. Когда молодая конечность полностью сформирована, дыхание постепенно снижается. Следовательно, на последних стадиях регенерации дыхание изменяется так же, как при развитии конечностей у личинок аксолотлей, т. е. чем старше ткань, тем слабее она дышит.

Таким образом, как и во время эмбриогенеза амфибий, при регенерации органа взрослых аксолотлей поглощение O_2 повышается в связи с формообразовательными процессами.

Дыхательный коэффициент тканей нормальных конечностей аксолотлей и неповрежденных конечностей при регенерации, согласно нашим изме-

Таблица 2

Поглощение O_2 и QR регенерирующих тканей

Стадия регенерации	Ткани регенерата			Ткани неповрежденной конечности		
	Q_{O_2}	Q_{CO_2}	QR	Q_{O_2}	Q_{CO_2}	QR
1. Регенерационная почка (16—18 дней)	−2,18	+0,98	0,44	−1,13	+0,76	0,68
	−1,60	+0,76	0,47	−1,02	+0,82	0,80
	−2,07	+1,00	0,48	−1,56	+1,24	0,73
	−2,12	+1,00	0,47	−1,78	+1,32	0,74
	−1,99	+0,93	0,46	−1,37	+1,03	0,75
2. Конус (19—22 дня)	−1,52	+0,85	0,56	−1,11	+0,88	0,79
	−2,76	+1,63	0,59	−1,60	+1,09	0,68
	−2,25	+1,43	0,63			
	−2,06	+1,31	0,63			
	−1,84	+1,18	0,64			
	−2,09	+1,28	0,61	−1,35	+0,98	0,73
3. Начало внутренней дифференцировки (уплощение конуса) (23—25 дней)	−2,30	+1,48	0,64	−1,03	+0,85	0,82
	−1,91	+1,31	0,68	−1,30	+0,80	0,61
	−2,94	+1,90	0,64			
	−2,38	+1,56	0,65	−1,17	+0,82	0,72
4. Окончание внутренней дифференцировки (видны зачатки пальцев) (26—29 дней)	−2,91	+2,04	0,70	−1,14	+0,91	0,84
	−3,42	+2,65	0,77	−1,31	+1,00	0,72
	−3,00	+1,80	0,60	−1,06	+0,70	0,66
	−2,82	+2,78	0,97	−1,06	+0,75	0,70
	−3,00	+2,48	0,83	−1,34	+1,14	0,86
	−3,01	+2,35	0,81	−1,16	+0,90	0,77
5. Наружная дифференцировка (30—35 дней)	−2,84	+2,80	1,00	−1,50	+1,03	0,70
	−2,51	+2,36	0,94			
	−1,92	+1,36	0,70	−1,30	+1,09	0,80
	−1,88	+1,71	0,90	−1,20	+1,00	0,83
	−1,71	+1,62	0,94	−1,07	+0,88	0,82
	−2,17	+1,97	0,90	−1,30	+1,04	0,80
6. Рост вновь сформированной конечности (36—43 дня)	−1,44	+1,12	0,80	−1,26	+1,00	0,87
	−1,35	+1,08	0,80	−1,50	+1,30	0,85
	−1,40	+1,10	0,80	−1,38	+1,15	0,86

рениям, определяется средней величиной 0,75. Поскольку мы определяем только свободную CO_2, абсолютные величины должны быть несколько выше. Браше приводит величины свободной и связанной CO_2, которые он определял по способу Мейергофа и Шмита (Meyerhoff u. Schmidt, 1929). Согласно его данным, количество связанной CO_2 на ранних стадиях развития яиц лягушки очень невелико и, практически, не отражается на величине QR. На стадии гаструляции и позднее количество связанной

CO_2 несколько возрастает, но и это увеличение мало отражается на величине QR: так, если величина QR, высчитанная по свободной CO_2, составляет 0,98, то при расчете на общую CO_2 она оказывается 1,02

Полученные нами цифры мы используем только для сравнения их между собой. QR тканей бластемы в первоначальный период выражается чрезвычайно низкой, по сравнению с нормой, величиной 0,46. Затем QR быстро повышается (табл. 2). Во время внутренней дифференцировки QR возрастает в среднем с 0,65 до 0,81, в отдельных опытах с 0,64 на стадии уплощения конуса до 0,97, когда внутренняя дифференцировка закончена и начинается наружная. Таким образом, в пределах внутренней дифференцировки QR возрастает с величин более низких, чем нормальные, до цифр, превышающих норму. Во время наружной дифференцировки и начала роста вновь сформированной конечности QR нарастает до еще более высоких цифр (0,90 в среднем), а затем, позднее, снижается до 0,80.

Таким образом, и на основании изменений QR процесс регенерации можно сопоставить с развитием яйца лягушки. Изучение QR, так же как и поглощения O_2, показывает, что дыхание повышается во время регенерации, причем наибольший сдвиг происходит во время внутренней дифференцировки.

Точный анализ значения величин QR представляет большие трудности, так как эти величины зависят от весьма большого количества различных факторов. Но быстрый подъем дыхательного коэффициента, идущий одновременно с увеличением поглощения кислорода и, следовательно, обусловленный нарастанием выделения CO_2, очевидно, указывает, что в течение регенерации совершается смена форм обмена. К метаболизму, который характеризуется неполным окислением или окислением неуглеводов, присоединяется окисление углеводов, которое на поздних стадиях регенерации становится преимущественным источником энергии.

При изучении углеводного метаболизма развивающегося яйца лягушки Браше и Нидгем (Brachet et Needham, 1935) обнаружили, что на стадиях оплодотворения и сегментации углеводы не используются; только в периоде гаструляции начинает уменьшаться гликоген; здесь же появляется молочная кислота и максимально повышается QR. На последующих стадиях эмбриогенеза продолжается снижение содержания гликогена, причем преимущественной трате, особенно на первых фазах, подвергается гликоген, связанный с белками (десмогликоген). Следовательно, на стадии гаструляции появляются новые реакции, которых не было на стадии сегментации.

Мы определяли автогликолиз тканей регенерата, т. е. расщепление, с образованием молочной кислоты, собственных составных частей клеток, и образование экстра CO_2 по формуле

$$X_{CO_2} = \left(H'' - H' \frac{m_2}{m_1}\right) K_{CO_2} \text{ (Warburg, 1923)}.$$

Эта величина указывает на способность тканей расщеплять глюкозу рингера с образованием молочной кислоты. Измерение гликолиза производилось в рингере с содержанием бикарбоната 0.015 M и 0,2% глюкозы, в присутствии 0,001 M NaCN, в атмосфере 5% CO_2 в O_2.

Согласно указаниям Варбурга (1924), при этом получаются цифры, соответствующие анаэробному гликолизу.

Хотя опыт шел в аэробных условиях, дыхание тканей аксолотля в присутствии циана всегда полностью тормозилось, и ни разу не пришлось наблюдать ни «остаточного дыхания», ни «отрицательного гликолиза».

Ткани конечностей нормальных аксолотлей имеют следующие показатели гликолиза: автогликолиз = +0,63, extra CO_2 = +0,57, общий

анаэробный гликолиз = +1,15. Как видно из табл. 3, на более поздних стадиях регенерации изменяется гликолитическая активность тканей неповрежденных конечностей: в некоторых опытах можно отметить совпадение цифр автогликолиза и анаэробного гликолиза, т. е. ткани неповрежденных конечностей на поздних стадиях регенерации иногда совершенно не разлагают глюкозу рингера (табл. 3). Ткани бластемы на стадии почки характеризуются небольшими величинами гликолитической активности, на следующей стадии — конуса, т. е. стадии, предшествующей внутренней дифференцировке, — цифры гликолиза увеличиваются, дости-

Таблица 3

Анаэробный гликолиз регенерирующих тканей

Стадия регенерации	Ткани регенерата			Ткани неповрежденной конечности		
	Автогликолиз	Экстра CO_2	Анаэробный гликолиз	Автогликолиз	Экстра CO_2	Анаэробный гликолиз
1. Регенерационная почка	0,7 0,91 —	0,7 0,85 —	1,23 1,73 —	0,42 0,50 0,98	1,02 0,36 0,33	1,31 0,82 1,33
	0,80	0,77	1,48	0,63	0,57	1,15
2. Конус	1,05 1,27 1,38 —	1,00 1,80 0,50 —	2,00 2,95 2,75 —	0,67 1,06 1,17 0,59	0,24 0,82 0,84 0,40	0,94 1,65 2,06 0,95
	1,23	1,43	2,56	0,90	0,32	1,40
3. Начало внутренней дифференцировки (уплощение конуса)	1,10 — 1,08	0,70 — 2,00	1,67 — 3,00	— 0,60 0,72	— 0 0,72	— 0,60 1,16
	1,09	1,35	2,34	0,66	0,36	0,88
4. Окончание внутренней дифференцировки (видны зачатки пальцев)	1,41 0,60 1,32 — —	0,80 1,45 1,46 — —	2,45 2,00 2,92 — —	0,79 0,65 0,83 0,76 0,43	0,59 0,20 0 0,40 0,98	1,35 0,88 0,83 1,24 1,50
	1,11	1,23	2,46	0,69	0,43	1,15
5. Наружная дифференцировка	0,84 1,70 0,80	1,00 1,50 1,00	1,61 3,17 1,70	0,91 0,57 —	0 0,90 —	0,91 1,40 —
	1,08	1,17	2,16	0,74	0,45	1,15
6. Рост вновь сформированной конечности	0,57 0,90	0,50 0,55	1,05 1,35	— —	— —	— —
	0,73	0,52	1,20	—	—	—

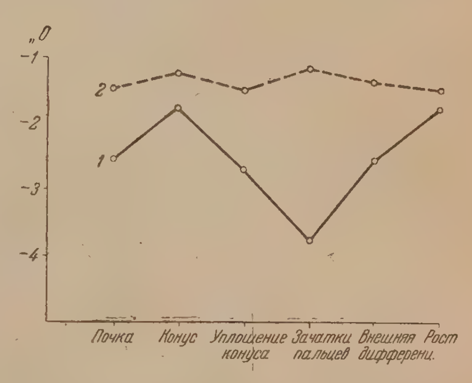
гая в этом периоде максимальной высоты. Это увеличение обусловлено как нарастанием автогликолиза, так и повышением способности тканей разлагать глюкозу с образованием молочной кислоты: автогликолиз $= +1{,}23$, extra $CO_2 = +1{,}43$ и общий анаэробный гликолиз $= +2{,}56$. Только на этой стадии коэффициент анаэробного гликолиза выше коэффициента дыхания, выраженного той же величиной. Как выше указывалось, на этой стадии QR, согласно нашим данным, еще понижен по сравнению с нормой, а содержание молочной кислоты, по данным Владимировой (1935), оказывается наибольшим. Следовательно, перед началом внутренней дифференцировки, когда повышена протеолитическая активность, расщепление углеводов также достигает наибольшей величины.

При сопоставлении величин гликолиза регенерирующих тканей и тканей неповрежденных конечностей видно, что автогликолиз, как и способность расщеплять глюкозу с образованием молочной кислоты, остаются повышенными и на последующих стадиях регенерации, но постепенно снижаются, и спустя 40 дней, когда поглощение кислорода возвращается к норме, ткани вновь образованной конечности имеют те же величины гликолиза, что и нормальные конечности.

Коэффициент Варбурга U ($Q^{CN}_{CO_2} - 2Q_{O_2}$) (Warburg, 1927), характеризующий преобладание гликолиза над дыханием и выражающийся для нормальных тканей отрицательной величиной, а для опухолевых — положительной, в регенерирующих тканях понижен по сравнению с нормальными тканями.

Таблица 4

Стадия регенерации	U в тканях регенерата	U в неповрежденной конечности
1. Образование регенерационной почки	— 2,50	— 1,59
2. Конус	— 1,62	— 1,30
3. Начало внутренней дифференцировки (уплощение конуса)	— 2,44	— 1,46
4. Конец внутренней дифференцировки	— 3,56	— 1,17
5. Внешняя дифференцировка	— 2,18	— 1,45
6. Рост вновь сформированной конечности	— 1,60	— 1,57



Фиг. 1. Коэффициент Варбурга U ($Q^{CN}_{CO_2} - 2Q_{O_2}$) в тканях регенерата и неповрежденной конечности: *1* — U в тканях регенерата; *2* — U в тканях неповрежденной конечности

Fig. 1. Warburg's coefficient U ($Q^{CN}_{CO_2} - 2Q_{O_2}$) in tissues of the regenerate and of an undamaged extremity: curve *1* — U in tissues of the regenerate; curve *2* — tissue of undamaged extremity

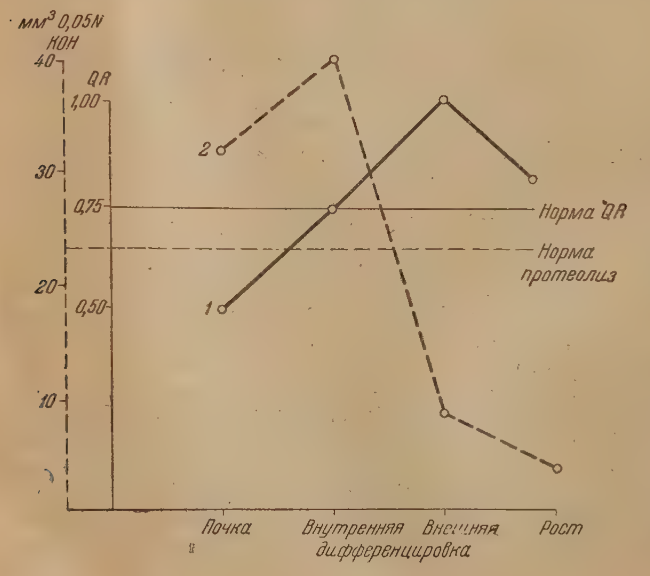
Из табл. 4 видно, что абсолютные величины коэффициента U в тканях регенерата уменьшаются по сравнению с тканями неповрежденных конечностей. Следовательно, на всех стадиях в тканях регенерата дыхание больше преобладает над гликолизом, чем в нормальных тканях, несмотря на то, что в тканях регенерата и самый гликолиз повышен. На этом общем уровне повышения дыхания имеются 2 крайних пункта (фиг. 1): 1) относительный подъем гликолиза на стадии конуса (подъем кривой) — о повышении расщепления на этой стадии говорилось выше — и 2) наибольшее преобладание окисления над гликолизом во время окончания внутренней и начала внешней дифференцировки (снижение кривой).

Таким образом, при сопоставлении метаболизма тканей при регенерации и эмбриогенезе амфибий можно установить черты сходства, которые выражаются в постепенном нарастании потребления O_2, величина которого зависит от интенсивности морфогенетических процессов той или иной стадии онтогенеза. Параллельно с повышением поглощения O_2 при регенерации и эмбриональном развитии постепенно увеличивается и дыхательный коэффициент—с цифр, значительно меньших, чем нормальные, до величин, близких к единице, что указывает на постепенное включение окисления углеводов на более поздних стадиях развития. Процессы анаэробного гликолиза и аэробного образования молочной кислоты также повышаются как при регенерации, так и при эмбриональном развитии. Эти данные подтверждают, следовательно, точку зрения Шакселя о том, что развитие регенерата из недифференцированных клеток бластемы можно сопоставить с развитием организма из яйца.

Переходя к анализу данных, касающихся метаболизма тканей на разных стадиях регенерации, можно установить следующие изменения.

Молодая ткань бластемы на стадии почки характеризуется сравнительно низкими величинами метаболизма. Это указывает, что обмен веществ на этой стадии происходит менее интенсивно. Мы уже упоминали, что Парнас объясняет низкий дыхательный коэффициент первых стадий развития яйца лягушки процессами перестройки белковых веществ. Можно предположить, что низкий дыхательный коэффициент на стадии регенерационной почки является выражением аналогичного процесса. Уменьшение выделения свободной CO_2 может быть связано и с изменениями щелочного резерва тканей. К выяснению этого вопроса мы предполагаем перейти в дальнейшем.

На самых ранних стадиях регенерации обнаруживаются низкий окислительно-восстановительный потенциал, повышенная устойчивость глютатиона к окислению кислородом воздуха и отсутствие окисленной формы глютатиона. Но, как уже указывалось в наших предыдущих сообщениях (Рывкина и Стриганова, 1936; Стриганова, 1936), ткань бластемы на ранних стадиях образования регенерационной почки протеолитически не активна. С усложнением морфогенетических процессов усложняются и

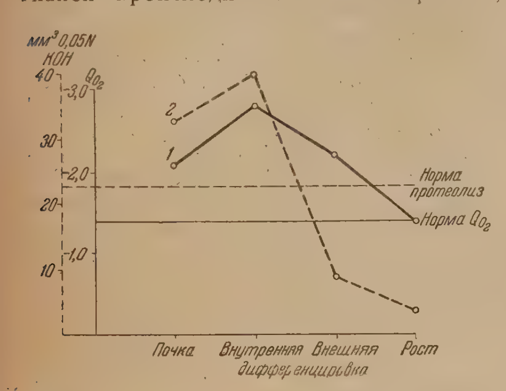


Фиг. 2. Дыхательный коэффициент и протеолитическая активность тканей при регенерации. *1* — QR; *2* — протеолитическая активность тканей регенерата, выраженная в переваривающем действии кислой глицериновой вытяжки на желатину

Fig. 2. Respiration coefficient and the proteolytic activity of tissues at regeneration; curve *1* — QR; curve *2* — the proteolytic activity of regenerate tissues, as shown by the digestive action of the acid glycerine extract on gelatine

процессы метаболизма, повышается протеолитическая активность, увеличиваются автогликолиз и способность тканей регенерата расщеплять глюкозу с образованием молочной кислоты при низких величинах дыхательного коэффициента. Одновременно повышается потребление кислорода тканями регенерата.

Парнас говорит, что во время морфологической дифференцировки тканей происходит химическая работа, выражением которой является повышение потребления кислорода. Увеличение поглощения O_2 обеспечивает экономную трату органических веществ при процессах развития. Согласно теории Мейергофа (1926), кислородное дыхание следует рассматривать как «экономическое приспособление», которое служит для сбережения вещества клетки. Очевидно, таким же образом следует объяснить повышение дыхания, которое наблюдается при повышении протеолитической и гликолитической активности тканей во время регенерации.



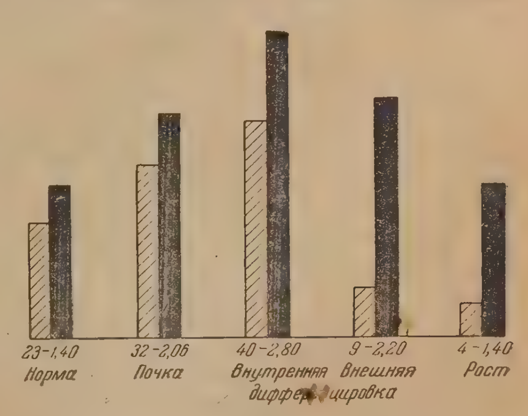
Фиг. 3. Потребление O_2 и протеолитическая активность тканей при регенерации: *1* — Q_{O_2}; *2* — то же, что и на фиг. 2.

Fig. 3. O_2 consumption and the proteolytic activity of tissues at regenaration: curve *1* Q_{O_2}; curve *2* — same as in fig. 2

Когда построение всех структур нового органа в основном закончено и орган сформирован, изменяется направление метаболизма: появляется окисленный глютатион, и возрастает окисляемость его при аэрации. Согласно указаниям Окунева, на стадии наружной дифференцировки (30 дней после начала регенерации) повышается окислительно-восстановительный потенциал. Протеолитическая активность тканей падает, и, как это показывают величины QR, главным источником энергии становится окисление углеводов (кривые, фиг. 2).

Некоторые изменения метаболизма идут в одном и том же направлении в течение всей регенерации. Как мы обнаружили ранее (1940), в течение всего хода регенерации чрезвычайно устойчивым оказывается повышение содержания аскорбиновой кислоты.

В чем состоит биологическое значение повышенного содержания аскорбиновой кислоты при регенерации, сказать трудно. Известно, что она является внутриклеточным активатором протеолиза. Квэстель и Витли (Quastel a. Wheatley, 1934) показали, что аскорбиновая кислота повышает способность тканей



Фиг. 4. Потребление O_2 и протеолитическая активность тканей при регенерации: ▨ протеолитическая активность в мм³ 0,05 N КОН; ■ Q_{O_2}

Fig. 4. O_2 consumption and the proteolytic activity of tissues at regeneration; ▨ proteolytic activity in mm³ of 0,05 · N KOH, ■ Q_{O_2}

поглощать кислород. Повидимому, увеличение аскорбиновой кислоты при регенерации связано с увеличением дыхания и подъемом протеолитической активности.

Таким образом, при регенерации одновременно повышаются как протеолитическая активность, так и способность тканей поглощать кислород. Из приведенных фиг. 3 и 4 видно, что протеолитическая активность на стадии наружной дифференцировки быстро падает ниже нормы, и способность поглощать кислород постепенно возвращается к нормальному уровню. Таким образом, при регенерации нет непосредственной связи между повышением дыхания и торможением протеолиза, которую наблюдал Мотес в растениях. Но очевидно, что наибольший сдвиг метаболизма в сторону синтеза и наиболее благоприятные условия для сбережения белков имеются на стадии, когда закончена внутренняя дифференцировка и протеолитическая активность тканей регенерата падает, в то время как дыхание и дыхательный коэффициент остаются повышенными. Возможно, что непосредственная регуляция протеолитической активности тканей осуществляется реакциями, подобными той, которую мы наблюдали в отношении глютатиона. В тканях, в которых идут процессы клеточного деления и внутренней дифференцировки, глютатион устойчив к окислению кислородом окружающей среды. Только когда формирование органа закончено, глютатион начинает окисляться, с чем, может быть, и связано торможение протеолитической активности на этих стадиях.

Выводы

1. При регенерации вместе с усложнением морфогенетических процессов усложняются и процессы метаболизма. Так же как при эмбриональном развитии амфибий, при регенерации постепенно увеличивается потребление O_2, величина которого зависит от интенсивности морфогенетических процессов на разных стадиях онтогенеза.

2. Дыхательный коэффициент нарастает во время регенерации, как и при развитии яиц амфибий. На ранних стадиях величина QR значительно ниже нормальной. Далее, в стадии гаструляции и во время наружной дифференцировки регенерата, QR достигает величин, близких к единице, что значительно превышает нормальные величины и указывает, что преимущественным источником энергии становится окисление углеводов.

3. Автогликолиз и анаэробный гликолиз также повышаются при процессах развития. Гликолиз особенно высок в начальных стадиях внутренней дифференцировки регенерата, когда повышается и протеолитическая активность.

4. Физиологические свойства тканей изменяются в течение хода регенерации: процессы внутренней дифференцировки сопровождаются повышением гидролитических свойств тканей при низких величинах QR, но с одновременным повышением потребления O_2, что, повидимому, обеспечивает экономную трату органических веществ при развитии нового органа; во время наружной дифференцировки и продолжающегося роста направление метаболизма изменяется в сторону преобладания процессов синтеза: здесь протеолитическая активность падает, а величины дыхания и QR в тканях регенерата повышены по сравнению с величинами для нормальных тканей; торможение протеолиза и преимущественное окисление углеводов на поздних стадиях регенерации создают условия, благоприятные для сбережения белков.

Лаборатория механики развития
Института эволюционной морфологии
им. Северцова АН СССР

Поступило
22.II.1941

ЛИТЕРАТУРА

1. Благовещенский А., Факторы синтетических процессов в организме растений, Сборник «Синтез органического вещества и роль витаминов в растении», изд. АН СССР, Ленинград, 1940.
2. Владимирова Е., Содержание молочной кислоты в регенерирующей конечности аксолотля на разных стадиях регенерации, Тр. Лаб. эксп. зоол. и морф. жив., т. 4, 1935.
3. Мейергоф О., Химическая динамика жизненных явлений, ГИЗ, 1926.
4. Окунев Н., К вопросу о процессах обмена веществ при регенерации. I. Измерения окислительно-восстановительного потенциала в регенерирующей конечности аксолотля, Тр. Лаб. эксп. зоол. и морф. жив., т. 14, 1934.
5. Рывкина Д., Содержание редуцирующих веществ в тканях при регенерации, ДАН, 27, 4, 1940.
6. Рывкина Д. и Стриганова А., Местные и общие изменения протеолиза в процессе регенерации органа, Изв. АН СССР, серия биолог., 5, 1939.
7. Стриганова А., Активность катепсина при нормальной и патологической регенерации, там же.
8. Blagowestschenski A. u. Nikolaeff K., Ueber die Reversibilität d. Wirkung d. Hystozyms, Bioch. Zt., 276, 5—6, 1935.
9. Brachet J., Métabolisme de l'oeuf de grenouille au cours du développement, 1. La respiration et la glycolyse de la segmentation à l'éclosion, Arch. de Biologie, 45, 1934.
10. Brachet J. et Needham J., Métabolisme de l'oeuf de grenouille au cours du développement. 4. La teneur en glycogène de l'oeuf de la segmentation à l'éclosion, Arch. de Biologie, 46, 1935.
11. Dilxon M., Manometric methods, Cambridge, 1934.
12. Meyerhoff O. u. Schmidt F., Über den respiratorischen Quotienten des Nerven, Biochem. Ztschr., 208, 4—6, 1929.
13. Parnas J. u. Krasińska Z., Über den Stoffwechsel d. Amphibienlarven, Biochem. Ztschr., 116, 1921.
14. Purr A., Studies on the reversible inactivation of papain a. cathepsin, Biochem. J., 29, 5, 1935.
15. Quastel J. and A. Wheatley, An effect of ascorbic acid on fatty acid oxidations in the liver, Biochem. J., 28, 3, 1934.
16. Rondoni P. u. L. Pozzi, Über d. Einfluss d. reduzierenden u. oxydierenden Behandlungen auf die Funktion d. Organkathepsine, Ztschr. f. physiol. Chemie, 219, 1—2, 1933
17. Stefanelli A., Sauerstoffaufnahme d. Ei., Arch. di Sci. biol., 1938. Цит. по Berichte über die wissensch. Biol., 51, 11, 1938.
18. Schaxel J., Untersuchungen über die Formbildung d. Tiere. Auffassungen u. Erscheinungen d. Regeneration, Berlin, 1921.
19 Warburg O., Versuch an überlebenden Carzinomgeweben, Bioch. Ztschr., 142, 3—4, 1923.
20. Warburg O., K. Posener u. E. Negelein, Über d. Stoffwechsel d. Carzinomzelle, Biochem. Ztschr., 152, 3—4, 1924.
21. Warburg O., Klassifizierung tierischer Gewebe nach ihrem Stoffwechsel, Biochem. Ztschr., 184, 4—6, 1927.

D. E. RYVKINA. RESPIRATION OF TISSUES AT REGENERATION

SUMMARY

The purpose of this work was to investigate the respiration metabolism in its relation to the rate of morphogenetic processes in an organism, taking as an example the regeneration of extremities in an adult axolotl.

It has been found that in all stages of regeneration considerably more oxygen is consumed by regenerating tissues than by normal tissues. As the regeneratiion goes on the consumption of O_2 goes up to attain a maximum in the period when the internal differentiation comes to an end. By that time $Q_{O_2} = -3.0$. This is more than twice the value of the respiration coefficient observed in the uninjured extremities of the same axolotl ($Q_{O_2} = -1.16$). When a young extremity has assumed its form and proceeds growing, the respiration goes gradually down.

According to literary data the consumption of oxygen raises during the embryonic period in amphibians, this rise being connected with the morphogenetic processes. Hence on regeneration as well as on embryonic development, the morphological differentiation of tissues is attended by an in-

creasing respiration. The amount of consumed O_2 varies according to the rate of morphogenetic processes at various stages of the ontogenesis.

The average value of respiration coefficient for normal extremities of the axolotl is 0.75. In the tissues of the blastema, at the first stages of its development QR is of a very low value being but 0.46 of the norm. In course of the regeneration QR grows rapidly, and when the internal differentiation is complete and succeeded by the external one QR is near to unity, thus considerably surpassing the norm. From literature QR is known to be 0.6 at the stage of egg division in the frog; and 1—at the time of gastrula formation. Consequently in the case of regeneration as in that of embryonic development in amphibians QR gets progressively higher toward the later stages of development. The low values of QR at early stages of development may be put in connection with the processes of internal reconstruction of protein substances which are known to take place at that period. Another cause is perhaps some changes in the alkali reserve or in CO_2 capacity of the tissues. This problem will be tackled hereafter.

In the main, however, the rapid increase of QR concomitant to the increase of O_2 consumption seems to indicate that during regeneration one form of metabolism is superceded by another. To a metabolism characterized by incomplete oxidation or by the oxidation of non-carbohydrates there is now added the oxidation of carbohydrates which at late stages of regeneration will become the dominant source of energy.

As regards carbohydrate metabolism, we have studied the autoglycolysis of tissues, and the formation of lactic acid out of glucose of the Ringer's solution according to the following equation:

$$X_{CO_2} = \left(H'' - H' \frac{m_2}{m_1}\right) K_{CO_2}.$$

In the cone stage the rate of glycolysis is at its maximum. The increase of glycolysis and the low values of QR may be interpreted to mean that in the stage preceding the internal differentiation the decomposition of carbohydrates is at its highest level. Earlier investigations (1939) have shown that the proteolytic activity of the tissues is also at its maximum at that stage. Warburg's coefficient U ($Q^{CN}_{CO_2} - 2Q_{O_2}$) characterizing the prevalence of glycolytic processes over oxidizing ones and having a negative value in normal tissues and a positive value in tumor tissues, in regenerating tissues is below the norm. Obviously oxidation exceeds glycolysis in these tissues even more markedly, than in normal ones, notwithstanding that in the tissues of the regenerate the glycolysis is of itself enhanced.

The physiological properties of the tissues change from one stage of regeneration to another: processes of internal differentiation are accompanied by an increasing hydrolytic activity with low QR values but with simultaneous increase in the consumption of O_2, which according to Meyerhoff's theory ensures an economic expenditure of organic substances in the course of the development of a new organ. At external differentiation and growth of new organ the processes of metabolism change different direction, the processes of synthesis becoming prevalent. As it was stated earlier,the proteolytic activity is at this stage decreased whereas the rate of respiration and QR is higher in the tissues of the regenerate than in normal tissues. The inhibition of the proteolysis and the preferential oxidation of carbohydrates set up favourable conditions for the preservation of proteins.

It has been pointed out by several different authors that oxidation reactions leading in vitro experiments to a setting free of oxygen as well as the increase of respiration in plant tissues are connected with a synthesizing action of proteolytic enzymes. A deficiency of oxygen and reduced respiration, on the contrary, favour the hydrolytic action of proteinases. But in the case of regeneration, the

proteolytic activity and respiration are both increased at the stage of internal differentiation, and so it may be said that there is no direct relation between the increase of respiration and the inhibition of proteolysis during the regeneration process. It can possibly be assumed that a direct regulation of tissues proteolytic activity is exercised by oxidation reactions similar to that we observed earlier in the case of glutation (1940). In the tissues in which processes of cell division and internal differentiation are taking place, the glutation is stable against oxidation by oxygen of surrounding medium. But when the formation of the organ is complete glutation yields to oxidation, and this is probably the reason why proteolytic activity is reduced at these stages.

Laboratory of development mechanics
A. N. Sewertzoff Institute of evolutionary morphology
Academy of Sciences of the USSR, Moscow

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÊMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1—2, 1942 Classe des sciences biologiques

А. Р. СТРИГАНОВА

БЕЛКОВЫЙ МЕТАБОЛИЗМ ПРИ РЕГЕНЕРАЦИИ ОРГАНА

(Представлено академиком **И. И. Шмальгаузеном)**

Из многочисленных работ по регенерации видно, что вопрос о происхождении клеточного материала подэпителиальной части бластемы остается пока нерешенным. Однако он лежит в основе теоретических суждений о детерминирующих факторах при регенерации и является отправным пунктом при изучении механики развития регенерирующего органа.

Литературные данные по экспериментальному изучению регенерации указывают на зависимость между развивающимся регенератом и подлежащей старой тканью остатка ампутированного органа [Шаксель, 1921; Вейс (Weis, 1924, 1927); Гюено (Guyénot, 1927); Воронцова, 1940; Лиознер, 1940; Полежаев, 1934, 1940 и др.]. Хотя различные авторы по-разному определяют роль остатка органа и, в частности, его отдельных компонентов в процессе регенерации, тем не менее вопрос о значении остатка как фактора, от которого зависит направление регенерации, в настоящее время не вызывает сомнения. Недавно опубликованные работы Воронцовой (1940) и Лиознера (1940) дают исчерпывающий литературный материал по этому вопросу.

Наряду с этим литературные данные указывают на наличие процессов распада в тканях остатка при регенерации, которые, возникая первоначально у границы ампутированной поверхности, в дальнейшем постепенно распространяются в проксимальном направлении [Вендельштандт (Wendelstandt, 1904); Гельмих (Hellmich, 1930), Казанцев, 1934; и др.].

Подробно описанные авторами клеточные изменения в хрящевой и мышечной тканях остатка органа наступают вскоре после ампутации, непосредственно после покрытия раневой поверхности эпителием, и наблюдаются довольно долго в течение регенерации органа.

По мнению Казанцева (1934), объем и интенсивность процессов деструкции мышечной ткани определяются возрастом животного. Так, у $4^1{}_2$-месячных аксолотлей процессы разрушения мышечной ткани протекают с большой интенсивностью и распространяются на значительное расстояние вглубь; у 67-дневного аксолотля они очень незначительны и простираются лишь на очень небольшой участок мускула. У аксолотлей же в возрасте 39 дней, у которых мышечная ткань конечностей еще не вполне дифференцирована, деструктивные процессы почти совершенно отсутствуют. Отсюда следует вывод, что деструктивные изменения в мышечной ткани после ампутации тем значительнее, чем старше животное, т. е. зависят от степени дифференцировки мышечной ткани.

Авторы более поздних работ по гистогенезу тканей регенерирующего органа [Бетлер (Butler, 1933); Торнтон (Thornton, 1938); Бэтлер и

Пеккет (Butler and Puckett, 1940)] приходят к выводу, что наблюдаемая при регенерации альтерация тканей остатка органа носит характер дедифференцировки ткани, вследствие чего клетки хряща (Butler, 1933) и мышечные волокна (Thornton, 1938) превращаются в недифференцированные клетки, напоминающие мезенхимные клетки, из которых и образуется бластема. По мнению Торнтона, перихондрий и соединительная ткань, в частности соединительная ткань оболочек нервов, также подвергаются дедифференцировке и служат источником клеточного материала для образования бластемы. Авторы считают, что регенерационная бластема состоит из морфологически недифференцированных клеток, которые происходят из прогрессивно дедифференцирующихся тканей остатка ампутированного органа. Образование регенерационной бластемы, по их мнению, есть последовательный процесс, который протекает в зависимости от скорости дедифференцировки поврежденных тканей остатка органа. Полежаев (1940) на основании изучения регенерации у бесхвостых и хвостатых амфибий приходит к аналогичному выводу и допускает, что накопление клеток в молодой регенерационной бластеме происходит за счет дедифференцировки старых мезодермального происхождения тканей остатка органа. По мнению этого автора, клетки выходят из тканевых связей, округляются и устремляются к эпителию, покрывающему ампутационную поверхность.

Шаксель при обсуждении вопроса о происхождении клеточного материала регенерата также приходит к заключению, что материал для образования регенерата поставляется его основой, т. е. подлежащей тканью. «Протекающие в имплантате процессы вовлекают в сферу своих образований более широкую область, и без этого вовлечения их собственное продолжение сделалось бы невозможным» (Шаксель, 1934).

На взаимозависимость между процессами, протекающими в регенерате и остатке органа, указывают также и другие авторы.

Так, Бетлер и Пеккет (1940), экспериментально изучавшие взаимодействие клеток в течение регенерации путем применения X-лучей или ультрафиолетовых лучей, под влиянием которых может быть приостановлено образование бластемы или подавлено ее дальнейшее развитие, приходят к выводу, что бластема, возникая первоначально вследствие дедифференцировки тканей, позднее становится ответственной за прекращение этой дедифференцировки. На основании этого авторы считают, что существует тонкое (delicate) равновесие между клеточной дедифференцировкой и дифференцировкой клеток в регенерате.

Приведенные данные ряда исследователей свидетельствуют о том, что ткани остатка органа служат источником материала для образования регенерационной бластемы. Последняя, развиваясь в зависимости от идущих в остатке органа процессов разрушения структуры, в то же время, повидимому, и сама оказывает влияние на течение этих процессов.

В чем же выражается этот процесс взаимодействия между развивающимся регенератом и тканями остатка органа с биохимической точки зрения? Какими биохимическими процессами характеризуются, с одной стороны, регенерационная бластема, с другой — ткани остатка ампутированного органа? Иначе говоря, какими изменениями физиологических свойств тканей сопровождаются наблюдаемые при регенерации структурные изменения в тканях остатка органа и последовательное развитие регенерационной бластемы?

Жак Леб (1926) на основании изучения регенерации у планарий указывает, что материал старых клеток, подвергаясь перевариванию или гидролизу, служит пластическим материалом для регенерации нового органа. На основании детального изучения трансформации органа в менее дифференцированный материал на одном гидроиде — *Campanularia* —

он считает, что некоторые твердые составные части полипа, например стенки клеток, разжижаются, и образующийся из полипа недифференцированный материал может впоследствии снова дать начало столону или полипу. «Эти наблюдения,— говорит Ж. Леб,— вызывают предположение об обратимости процесса дифференциации органов и тканей, по крайней мере у некоторых форм». Таким образом Ж. Леб в основу физиологических процессов, обеспечивающих материал для образования нового органа при регенерации, кладет процессы самопереваривания (или гидролиза) старых подлежащих тканей.

Однако если допустить, что разрушение тканей ампутированного органа происходит вследствие активации гидролитических реакций в них, то накопление клеточного материала регенерационной бластемы и ее дальнейшее развитие, повидимому, должны быть связаны с противоположными процессами, т. е. с преобладанием синтетических процессов в клетках.

В предыдущих работах (Рывкина и Стриганова, 1939; Стриганова, 1939, 1940) нами была обнаружена определенная зависимость между морфогенетическими и протеолитическими процессами при регенерации органа. Было показано, что протеолитическая активность регенерационной бластемы в первоначальном периоде ее образования очень низка или даже не обнаруживается совсем. Регенерационная бластема в начале образования может быть сравнена с эмбриональными тканями, которые, по данным некоторых авторов, указанных в наших предыдущих сообщениях (Стриганова, 1940), в первые дни развития эмбриона также не обнаруживают гидролитического действия. Далее, по мере развития бластемы, ее протеолитическая активность отчетливо обнаруживается и значительно возрастает, по сравнению с нормальной тканью взрослого животного, в периоде, предшествующем дифференцировке органа (стадия зачатка органа). К моменту, когда орган в основном сформирован, снова наблюдается снижение гидролитических свойств регенерата. На основании этих данных был сделан вывод, что процессы клеточной дифференцировки в регенерирующем органе сопровождаются усилением гидролитической активности, а период с преобладанием процессов роста, наоборот,— ее значительным торможением (Стриганова и Рывкина, 1939).

Однако гидролитические процессы являются лишь одной стороной клеточного обмена. В живой клетке наряду с распадом идет и синтез веществ, который в растущем органе, как a priori уже можно предположить, является, повидимому, преобладающей стороной в обмене. Следовательно, определение физиологических свойств тканей с точки зрения их гидролитической способности возможно постольку, поскольку она позволяет судить о соотношении процессов гидролиза и синтеза в клеточном обмене ткани.

В настоящее время на основании ряда доказательств протеолиз и протеосинтез рассматриваются как единый процесс, осуществляемый в живой клетке одними и теми же ферментами [Вастенайс и Борсук (Wasteneys and Borsook, 1930); Благовещенский, 1934, 1937, 1940; Курсанов, 1940; и др.]. На это же указывает и Вильсон (1940), отмечая, что содержащиеся в ядре энзимы или вещества, активизирующие цитоплазматические энзимы, могут принимать участие как в синтетических процессах, так и в процессах, носящих разрушительный характер.

Согласно современным представлениям, каждый фермент в живой клетке находится в двух состояниях и соответственно этому оказывает различное действие (Опарин, 1937, 1940; Курсанов, 1940). Часть фермента, находящаяся в свободном состоянии, оказывает гидролитическое действие, т. е. ускоряет распад, а другая часть, связанная — адсорбированная на клеточных структурах,— оказывается неактивной в гидро-

литическом отношении, но проявляет синтезирующее действие. Таким образом, интенсивность образования определенных веществ в клетках или, наоборот, их разложения происходит в зависимости от того, какая часть фермента в них преобладает.

Используя это положение с некоторой осторожностью, поскольку оно основано главным образом на данных, полученных с растительными клетками, хотя по вопросу об обратимости ферментативных процессов имеются данные, полученные также и с животными тканями [Вастенайс и Борсук, 1930; Фегтлин (Voegtlin, 1933) и др.], можно предположить, что установленная в наших опытах различная гидролитическая способность тканей регенерата в процессе его развития находится в зависимости от различного соотношения в них процессов синтеза и гидролиза белковых веществ на разных стадиях регенерации. В первоначальном периоде образования регенерационной бластемы, поскольку ее гидролитические свойства не обнаруживаются почти совсем, она состоит из клеток, в которых, повидимому, если и имеется фермент, то он прочно связан с их структурными элементами и не содержится свободно в протоплазме. По мере развития бластемы с наступлением периода клеточного деления, когда, по гистологическим данным, в бластеме замечаются массовые митозы, количество которых быстро возрастает (Казанцев, 1934), часть фермента в клетках, повидимому, освобождается, и ткани приобретают гидролитические свойства. Весьма вероятно, что этот сдвиг обмена в сторону повышения гидролитических реакций в клетках связан с наступлением интенсивных превращений белковых комплексов в период клеточной дифференцировки зачатка органа, ибо, как отмечает Парнас (1921), развитие ткани и дифференцировка связаны прежде всего с превращением и дифференцировкой белковых веществ.

В период интенсивного роста уже сформированного органа, т. е., в основном, увеличения его массы, соответственно изменяется в нем и клеточный обмен в сторону преобладания синтетических процессов; гидролитические процессы, как показали наши исследования, в этом периоде резко ослабляются.

Далее следует отметить, что в то время как протеолитическая активность регенерационной бластемы в первоначальном периоде очень низка, в тканях остатка органа она возрастает по сравнению с нормой (Рывкина и Стриганова, 1939), что вполне согласуется с вышеприведенными данными гистологического анализа о наличии процессов деструкции в тканях остатка ампутированного органа.

Таким образом, для выяснения вопроса о взаимодействии между деструктивными процессами в тканях остатка органа и процессами накопления клеточного материала регенерационной бластемы приобретает большое значение изучение белкового обмена в регенерирующем органе, что и явилось задачей данного сообщения.

Материал и метод

В настоящем исследовании было проведено изучение азотистого обмена тканей путем определения первоначального содержания общего азота (общего N) и остаточного азота (RN, т. е. азота продуктов белкового распада) в тканях остатка ампутированного органа и регенерата в процессе последовательных стадий развития. Одновременно определялся аминоазот, а также и автолитическая способность исследуемых тканей.

Для сравнения было проведено исследование азотистого обмена тканей и нормально развивающейся конечности у молодых аксолотлей и головастиков (табл. 4, графа 1).

Опыты с регенерацией проведены на аксолотлях в возрасте от 6 до 8 месяцев. Исследованию подвергались только задние конечности.

Исследуемые ткани немедленно после взятия взвешивались и растирались в ступке. Часть ткани растиралась в растворе трихлоруксусной кислоты (5%), смесь фильтровалась, и в фильтрате определялось содержание RN и аминоазот; другая часть тканей — в буферном растворе (цитрат pH = 4,5) пополам с водой. Из растертой ткани приготовлялась 10%-ная взвесь, из которой сейчас же бралось несколько проб по 0,25 $см^3$ для определения общего N; остальная часть смеси ставилась в термостат при 37° на 20 часов для автолиза. Спустя 20 часов в смеси снова определялось содержание RN. Разница между количеством RN после автолиза (RN II) и первоначальной величиной (RN I) позволяла судить о степени автолитической способности тканей, которая выражена нами в процентах распада тканей за 20 часов автолиза по формуле:

$$X = \frac{RN\,II - RN\,I}{Общ.\,N - RN\,I}\,100.$$

Определение азота производилось по методу Парнаса, аминоазота — по Фолину.

Результаты исследования

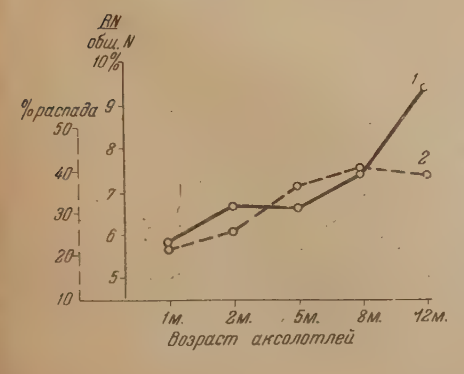
Предварительно нами были проведены опыты по изучению азотистого обмена тканей нормальной конечности аксолотлей различного возраста.

Полученные данные приведены в табл 1.

Таблица 1

Азотистый обмен тканей конечностей у нормальных аксолотлей различного возраста

Возраст аксолотлей	Первоначальные данные				После автолиза в течение 20 часов		
	Общ. N, мг%	RN, мг%	RN I / Общ. N	Аминоазот, мг%	RN, мг%	Процент распада	Аминоазот, мг%
1	2	3	4	5	6	7	8
1. Двухмесячные (среднее из 3 опытов) . .	862	58	6,7	40	275	26,5	112
2. Пяти-шестимесячные (среднее из 5 опытов)	941	63	6,7	43	368	37	220
3. Восьмимесячные (среднее из 6 опытов) . .	978	74	7,5	48	441	39,6	220
4. Годовалые (среднее из 3 опытов)	915	87	9,5	47	408	38,7	



Фиг. 1. Белковый обмен тканей задней конечности нормальных аксолотлей различного возраста: кривая *1* — отношение $\frac{RN}{Общ.\,N}$, кривая *2* — процент белкового распада тканей за 20 часов автолиза

Fig. 1. Protein metabolism of tissues of the hind limb of normal axolotls of different age: curve *1* — $\frac{RN}{Total\ N}$ ratio; curve *2* — percent of protein disintegration of tissues in 20 hours of autolysis

Как видно из табл. 1, с возрастом животного азот продуктов распада тканей (RN) постепенно увеличивается (графа 3), автолитическая способность тканей (графа 7) также значительно возрастает; соответственно этому изменяется и отношение $\frac{\text{RN}}{\text{Общ. N}}$ (графа 4). Таким образом, азотистый обмен тканей с возрастом животного постепенно изменяется в направлении увеличения гидролитических процессов в тканях и накопления в них большего количества продуктов распада белков, т. е. процессы распада тканей с возрастом животного постепенно увеличиваются (фиг. 1).

Принимая во внимание эти данные, а также вышеупомянутые данные Казанцева о зависимости интенсивности деструктивных процессов тканей остатка органа от возраста животного, мы все опыты по изучению азотистого обмена при регенерации проводили на аксолотлях в возрасте от 6 до 8 месяцев.

Исследованию подвергались отдельно ткани регенерата и ткани прилегающей к регенерату части остатка органа размером 3—4 мм. Для контроля периодически исследовалась неповрежденная передняя конечность у тех же аксолотлей.

Полученные данные приведены в табл. 2.

Таблица 2

Азотистый обмен тканей регенерирующего органа у аксолотлей в возрасте от 6 до 8 месяцев

Средние цифры для азотистого обмена тканей нормальной конечности у этих же аксолотлей перед ампутацией: общ. N = 960 мг%; RN (первонач.) = 67 мг%; $\frac{\text{RN}}{\text{Общ. N}}$ = 7%; распад за 20 часов автолиза = 38%

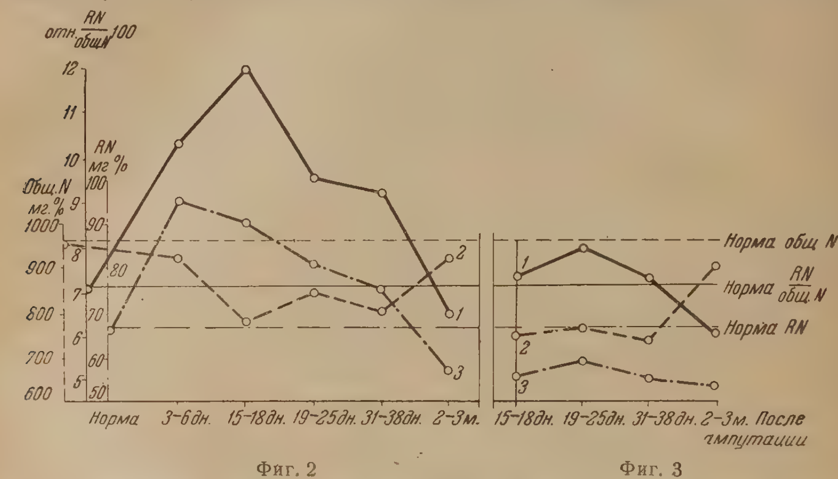
Возраст регенерата и стадия развития	Регенерат				Остаток ампутированного органа				Неповрежденная конечность тех же аксолотлей	
	Общ. N, мг%	RN I, мг%	RN / Общ. N	% распада за 20 часов автолиза	Общ. N, мг%	RN I, мг%	RN / Общ. N	% распада за 20 часов автолиза	Общ. N, мг%	RN I, мг%
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1. Стадия образования бластемы—первые дни после ампутации										
На 3-й день (оп. от 28.XI)	—	—	—	—	935	92	9,8	32	—	—
На 6-й день (оп. от 2.XII)	—	—	—	—	918	101	11,0	—	—	—
Среднее	—	—	—	—	926	96	10,4	32	—	—
2. Стадия образования регенерационной почки										
На 15-й день (оп. от 28.X)	705	53	7,5	60	750	112	15,0	61	—	—
На 16-й день (оп. от 7.X)	756	56	7,5	72	767	84	11,0	44	1008	60
На 18-й день (оп. от 5.XI)	795	58	7,2	62	823	76	9,2	54	—	78
Среднее	752	56	7,4	65	780	91	12,0	53	1008	69

Таблица 2 (продолжение)

Возраст регенерата и стадия развития	Регенерат				Остаток ампутированного органа				Неповрежденная конечность тех же аксолотлей	
	Общ. N, мг%	RN I, мг%	RN / Общ. N	% распада за 20 часов автолиза	Общ. N, мг%	RN I, мг%	RN / Общ. N	% распада за 20 часов автолиза	Общ. N, мг%	RN I, мг%
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
3. Стадия внутр. дифференцировки; в зачатке органа видны сосуды, затем зачатки пальцев										
На 19-й день (оп. от 30.XI)	633	70	11,0	69	806	78	9,7	53	924	—
На 22-й день (оп. от 22.XI)	767	56	7,3	—	924	98	10,6	61	—	—
На 25-й день (оп. от 21.XI)	789	56	7,3	72	823	70	8,5	53	1086	78
На 25-й день (оп. от 23.XI)	856	53	6,2	70	—	—	—	—	—	—
Среднее . . .	761	59	8,0	70	851	82	9,6	56	1005	78
4. Стадия внешней дифференцировки—период прорезывания пальцев										
На 31-й день (оп. от 10.X)	777	64	8,2	50	812	98	12,0	30	963	—
На 32-й день (оп. от 17.X)	711	53	7,4	44	728	62	8,5	42	958	65
На 38-й день (оп. от 11.V)	739	48	6,5	50	868	67	7,7	31	—	—
Среднее . . .	742	55	7,3	48	803	75	9,3	34	960	65
5. Стадия интенсивного роста в основном сформированного органа										
Через 1,5 мес. (оп. от 12.XI)	980	45	4,6	45	—	—	—	—	968	67
Через 1 м. 20 д. (оп. от 1.XI)	818	61	7,4	40	—	—	—	—	984	86
Через 2,5 мес. (оп. от 14.XI)	930	52	5,5	40	928	56	6,0	—	—	—
Через 3 мес. (оп. от 19.IX)	938	56	6,0	50	—	—	—	—	956	76
Среднее . . .	916	53	6,0	44	928	56	6,0	—	969	76

Данные показывают (фиг. 2, 3 и 4), что в тканях остатка органа, начиная с 3-го дня после ампутации, т. е. с момента покрытия раневой поверхности эпителием, отношение остаточного N к общему N (кривая *1*) ясно возрастает и достигает наиболее высокого уровня на 15—16-й день. Это повышение $\frac{RN}{\text{Общ. N}}$ обусловливается, с одной стороны, значительным увеличением содержания RN (кривая *3*) тканей, которое особенно отчетливо выражено с 3-го по 15-й день, т. е. в периоде образования регенерационной почки, с другой — понижением содержания общего N тканей (кривая *2*), ясно обнаруживаемым в период наибольшего увеличения содержания остаточного азота. Кривые содержания общего N и RN тканей

остатка органа в периоде образования регенерационной почки (фиг. 4, кривые *2* и *3*) являются как бы зеркальным отображением друг друга. К моменту наступления стадии внутренней дифференцировки органа



Фиг. 2 Фиг. 3

Фиг. 2—3. Азотистый обмен регенерирующей конечности на различных стадиях развития: фиг. 2 — остаток ампутированной конечности; фиг. 3 — регенерат: кривая *1* — отношение $\frac{RN}{\text{Общ. N}}$, кривая *2* — содержание общего N, кривая *3* - содержание RN. Стадии развития, соответствующие отложенным по горизонтали дням, см. табл. 2

Fig. 2—3. Nitrogen metabolism in a regenerating extremity on different stages of its development. Fig. 2. The stump; fig. 3. The regenerate. Curve *1* — $\frac{RN}{\text{Total N}}$ ratio; curve *2* — the total nitrogen content; curve *3* — RN content. For stages of development corresponding to the days shown on the abscissa see table 2

отношение $\frac{RN}{\text{Общ. N}}$ снижается (фиг. 4, кривая *1*), содержание RN параллельно уменьшается, оставаясь, однако, в течение всего периода формирования нового органа на более высоком уровне по сравнению с нормой (фиг. 2, кривая *3*).

Наряду с этим, как показывает табл. 2 (графа 9), наблюдается и увеличение процента распада тканей остатка во время автолиза, т. е. автолитическая способность тканей остатка возрастает по сравнению с нормой.

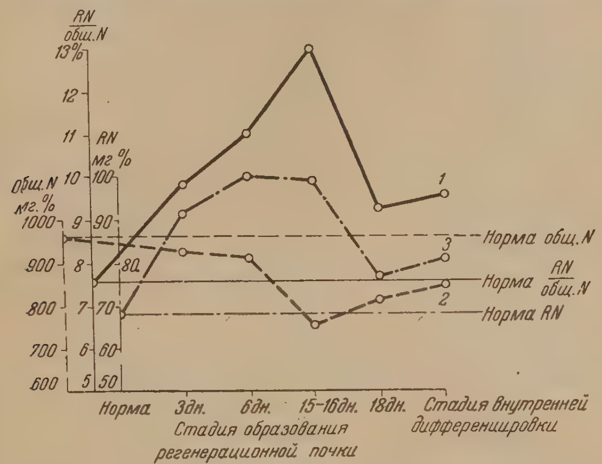
Полученные данные позволяют сделать следующие выводы.

1. В процессе регенерации ампутированной конечности в тканях остатка органа наблюдается повышение содержания RN тканей, что указывает на увеличение в тканях продуктов белкового распада вследствие интенсивно протекающих процессов протеолиза, так как автолитическая способность тканей значительно выше по сравнению с нормальными тканями. На это указывают и наши прежние данные о более высоком переваривающем действии ферментативной вытяжки из тканей остатка органа при воздействии их на белковый субстрат (1939).

2. Наряду с увеличением RN наблюдается значительное уменьшение содержания общего N тканей остатка органа, что является, повидимому, следствием траты азотистых комплексов тканями или во всяком случае следствием изменения состояния белков тканей в этом периоде.

Отсюда следует, что при регенерации ампутированной конечности в тканях остатка органа нормальное равновесие между белками и продуктами их распада смещается в сторону преобладания последних. Следует отметить, что контрольные опыты с неповрежденными конечностями у

тех же аксолотлей ни в одном случае не дали уменьшения содержания общего N тканей (табл. 2, графа 10). Следовательно, наблюдаемое в периоде образования регенерационной почки уменьшение содержания



Фиг. 4. Азотистый обмен тканей остатка ампутированной конечности в течение периода образования регенерационной почки: кривая *1* — $\frac{\text{RN}}{\text{Общ. N}}$, кривая *2* — содержание общего N, кривая *3* — содержание RN

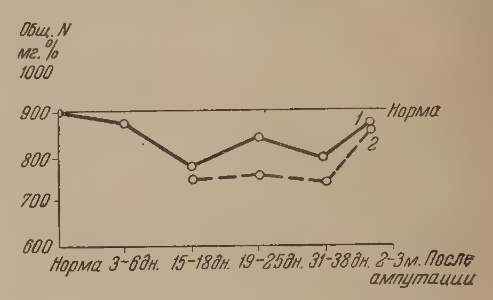
Fig. 4. Nitrogen metabolism in stump tissues during the period of regenerative bud formation: curve *1* — $\frac{\text{RN}}{\text{Total N}}$ ratio; curve *2* — the total nitrogen content; curve *3* — RN content

общего N тканей остатка органа носит локальный характер и, значит, непосредственно связано с регенерацией нового органа.

Полученные в отношении регенерата данные (табл. 2 и фиг. 3) показывают, что содержание общего N ткани регенерата в течение всего периода формирования органа определяется в среднем величиной около 750 мг%, колеблясь приблизительно в пределах от 700 до 800 мг%. К моменту, когда внешняя дифференцировка органа в основном заканчивается, но продолжается его интенсивный рост, содержание общего N (фиг. 3, кривая *2*) возрастает до уровня, установленного для нормальной конечности у этих аксолотлей перед ампутацией. Таким образом, содержание общего N тканей регенерата и остатка органа выражается очень близкими цифрами.

Сопоставление кривых содержания общего N тканей остатка и регенерата (фиг. 5) позволяет сделать вывод, что стадия образования регенерационной почки совпадает со значительным уменьшением содержания азота тканей остатка органа (кривая *1*) и в то же время характеризуется почти одним и тем же процентом содержания азота как в тканях остатка органа, так и регенерата. Далее, в течение всего последующего периода формирования органа кривые, оставаясь на относительно более низком уровне по сравнению с нормой, повторяют друг друга и, наконец, с наступлением периода интенсивного роста в основном сформированного органа, сливаясь вместе, приближаются к нормальному уровню. Следовательно, кривые показывают, что содержание общего N тканей остатка органа изменяется в зависимости от стадии развития регенерата, явно

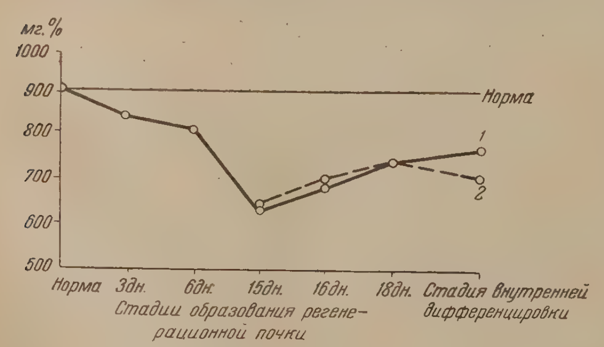
уменьшаясь в периоде образования регенерационной почки, что, повидимому, свидетельствует о трате белковых веществ тканями остатка органа в связи с образованием регенерационной бластемы. В свою очередь регенерат по содержанию общего N очень мало отличается от тканей остатка органа, а если учесть имеющуюся между ними разницу по содержанию RN, величина которого в остатке органа значительно больше по сравнению с регенератом, т. е. если сравнить регенерат и остаток органа по белковому азоту (общий N минус RN), то между ними имеется полное совпадение (фиг. 6). Кривые показывают, что регенерационная почка (кривая *2*) в первоначальном периоде развития по количеству белка, являющегося главным компонентом клеток, совершенно не отличается от тканей остатка органа (кривая *1*). На основании вышеизложенного можно заключить, что образование регенерационной бластемы происходит за счет траты белковых веществ тканями остатка ампутированного органа.



Фиг. 5. Содержание общего N тканей остатка ампутированной конечности (кривая *1*) и регенерата (кривая *2*) в процессе его последовательного развития

Fig. 5. Total N content in the stump (curve *1*) and the regenerate (curve *2*) tissues in the course of the latter's development

Далее, полученные данные показали, что содержание RN в регенерате (табл. 2 и фиг. 3, кривая *3*) значительно ниже не только по сравнению с тканями остатка органа, но и нормальной конечности. Низкий уровень содержания RN сохраняется в течение почти всего периода развития органа, и наблюдаются лишь незначительные колебания в сторону некоторого повышения перед наступлением дифференцировки органа и более низких цифр в периоде интенсивного роста. Содержание аминоазота выражается в общем также более низкими цифрами по сравнению с нормой (табл. 3).



Фиг. 6. Содержание белкового азота (Общ. N — RN) тканей остатка ампутированной конечности (кривая *1*) и регенерата (кривая *2*) в течение периода образования регенерационной почки

Fig. 6. Protein nitrogen (Total N—RN) content in the stump (curve *1*) and the regenerate (curve *2*) tissues during the period of regenerative bud formation

Следовательно, регенерат, в противоположность тканям остатка органа, характеризуется значительно более низким содержанием RN, в том числе и аминоазота (табл. 3), в течение всего периода развития. Это указывает на то, что белковый метаболизм регенерата характеризуется в основном преобладанием синтетических процессов.

С этой точки зрения регенерирующий орган может быть сравнен с нормально развивающейся конечностью у молодых аксолотлей, при исследовании которых получены аналогичные результаты (табл. 4).

Таблица 3

Содержание аминоазота в регенерате, остатке и неповрежденной конечности аксолотлей в мг% (средние данные). (Содержание аминоазота в тканях нормальной конечности перед ампутацией = 45 мг%)

Стадия развития регенерирующей конечности	Регенерат	Остаток	Неповрежденная конечность
1. Регенерационная почка	39	51	47
2. Конус	45	59	45
3. Начало видимой дифференцировки	37	55	48
4. Интенсивный рост	41	45	—

Таблица 4

Данные по определению азотистого обмена тканей нормально развивающейся конечности у молодых аксолотлей и головастиков[1]

Объект, возраст и стадия развития задней конечности	Первоначальные данные			После автолиза в течение 20 часов	
	Общ. N	RN I	Аминоазот	RN II	% распада
1	2	3	4	5	6
I. Молодые аксолотли					
1. Возраст 1 мес.; закладка конечности в виде бугорка	576	31	—	—	—
2. Возраст 1 м. 5 д.; стадия зачатка органа (видимой дифференцировки органа еще нет) . .	605	33	35	128	17
3. Возраст 1 м. 24 д.; стадия дифференцировки органа; имеются 2 пальца	627	42	39	180	23
4. Возраст 2 мес.; конечность полностью сформирована	834	64	40	266	26
5. То же	879	56	39	283	27
II. Rana temporaria					
1. Стадия зачатка конечности до наступления видимой дифференцировки	386	47	35	—	—
2. Конечность в основном сформирована, но не прорезалась	465	48	32	112	21
3. После прорезывания .	599	59	34	213	29
III. Pelobates fuscus					
1. Стадия зачатка до наступления дифференцировки кисти	398	36	32	162	35
2. Стадия видимой дифференцировки	487	46	30	207	47
3. Стадия прорезывания	487	41	28	229	57

[1] Для исследования зачаток конечности отделялся под лупой вместе с прилегающим слоем окружающей ткани туловища.

Содержание общего N и RN, а также и аминоазота в тканях нормально развивающейся конечности у аксолотлей выражается в общем цифрами, очень близкими к полученным с регенератом (табл. 4). Однако наряду с этим сходством имеется и различие. В то время как в регенерате содержание общего N в течение всего периода формирования органа сохраняется на одном и том же уровне, в нормально развивающейся конечности аксолотлей и головастиков содержание N тканей постепенно нарастает с каждой последующей стадией развития органа. Помимо этого, обнаруживается различная автолитическая способность тканей регенерата и нормально развивающейся конечности у аксолотлей (табл. 2, графа 5, и табл. 4, графа 6).

Если в нормально развивающейся конечности в соответствии с низким уровнем содержания RN и автолитическая способность проявляется слабо, то в регенерате, наоборот, она выражается высокими показателями. В то время как нормально развивающаяся конечность за 20 часов автолиза дает в среднем 20% распада белков, а нормальная конечность взрослого аксолотля около 40%, регенерат в стадии зачатка органа дает за

то же время от 60 до 70% распада тканей. Близкие к этим цифры распада получены и в отношении тканей остатка органа за этот период. Это указывает на то, что физиологические свойства составляющих регенерат клеток отличаются от свойств клеток нормально развивающейся конечности.

Сопоставляя процессы образования зачатка конечности при нормальном развитии и регенерации у взрослых животных, следует учесть, что в первом случае зачаток конечности образуется за счет эмбриональной ткани, т. е. образующие его компоненты находятся в эмбриональном состоянии, и процесс нормального развития конечности является определенным этапом развития всего организма, в то время как при регенерации конечности у взрослого животного организм представляет собой уже развитую систему с полностью дифференцированной структурой органов и тканей; зачаток регенерирующего органа образуется при условии повреждения вполне сформированного «взрослого» органа.

Следовательно, при нормальном развитии источником материала для образования зачатка конечности являются эмбриональные ткани на определенной стадии развития, при регенерации же этим источником являются дифференцированные ткани взрослого животного при условии их повреждения. Эти ткани в процессе регенерации нового органа претерпевают значительные как морфологические, так и физиологические изменения, в результате которых и обеспечивается необходимый для образования регенерата материал. На это указывают как вышеприведенные данные гистологического анализа ряда исследователей, так и полученные нами данные о белковом метаболизме тканей при регенерации, которые показывают, что в тканях остатка органа вскоре после ампутации (первоначально вследствие повреждения тканей при ампутации) нормальное равновесие в клеточном обмене сдвигается в сторону повышения гидролитических процессов, в результате которых часть белковых веществ тканей распадается.

Однако эти процессы распада не приводят к необратимым изменениям клеточного субстрата тканей, ведущим к их полному разрушению. Клетки остаются жизнеспособными, ферментативная способность их, как показывают наши данные (1939), отчетливо проявляется, тогда как в полностью некротизированной ткани, по имеющимся в литературе данным (Стриганова, 1939), она не обнаруживается совсем. Но физиологическое состояние клеток, вследствие изменения окружающей среды и, в частности, накопления продуктов белкового распада, значительно изменяется, доказательством чего служат наши данные о нарушении равновесия белкового обмена в тканях остатка органа (уменьшение белкового азота и увеличение азота продуктов белкового распада). Нарушение нормального равновесия белкового обмена в тканях, несомненно, связано с изменением состояния белков, являющихся главным компонентом клетки, что в свою очередь, повидимому, приводит к изменению структуры клеток. Как отмечают Насонов и Александров (1940), необычайная лабильность является основной характерной чертой для клеточных структур, которые нельзя рассматривать как нечто неизменное, характерное для данной клетки в течение всей ее жизни. Клеточные структуры, по мнению авторов, возникают и исчезают в зависимости от физиологического состояния клетки.

И действительно, как было уже упомянуто вначале, исследователи (Бетлер, Торнтон, Полежаев и др.) на основании гистологического анализа описывают ряд последовательных изменений структуры тканей остатка органа в процессе регенерации, именно в том периоде, когда, согласно нашим данным, обнаруживаются наибольшие сдвиги белкового обмена тканей.

Эти структурные изменения, по мнению авторов, носят характер дедифференцировки тканей, в результате чего клетки хряща, мышечные

волокна, перихондрий, соединительная ткань постепенно превращаются в недифференцированные клетки, которые и составляют подэпителиальную часть регенерационной бластемы. Бетлер и Пеккет (1940) на основании своих данных отказываются приписывать преимущественную роль какой-нибудь одной из тканей остатка органа и считают, что все вышеуказанные ткани, подвергаясь дедифференцировке, продуцируют в той или иной мере клеточный материал для образования бластемы.

Оставляя открытым вопрос об обратимости клеточных структур (дедифференцировка), ввиду значительных разногласий между отдельными исследователями, можно, однако, заключить, что ткани остатка ампутированного органа в процессе регенерации претерпевают значительные изменения, которые, являясь вначале следствием повреждения при ампутации, затем становятся необходимым условием для образования и развития зачатка нового органа. Эти изменения в тканях, как показывают наши данные, выражаются первоначально в нарушении нормального равновесия белкового обмена и последующем смещении его в сторону преобладания гидролитических реакций в тканях, в результате чего прежняя (нормальная) организация тканей нарушается, физиологическое состояние клеток резко изменяется. Однако эти изменения в тканях не приводят к их полному разрушению, по крайней мере часть составляющих их клеток, вследствие присущей им большой реактивности, претерпевая ряд существенных изменений в обмене веществ, остается жизнеспособной. Эти измененные клетки, повидимому, и скопляются на ампутированной поверхности под наползающим эпителием, под воздействием которого и развиваются в регенерационную бластему.

Согласно полученным нами в предыдущей работе данным (Рывкина, Стриганова, 1939), протеолитическая активность регенерационной бластемы в первоначальном периоде не обнаруживается почти совсем. Это позволяет предположить, что в этот период белковый обмен бластемы протекает в направлении преимущественно синтетических процессов, вследствие чего в клетках достигается определенный уровень равновесия обмена веществ, и этим обеспечивается первоначальный рост регенерационной бластемы. Это предположение находит подтверждение и в гистологических исследованиях, согласно которым первоначальный период образования и роста бластемы протекает в основном без клеточного деления (Казанцев, Полежаев и др.).

Последующий период развития регенерационной бластемы, согласно гистологическим данным вышеуказанных авторов, характеризуется интенсивным клеточным делением. Этот период, согласно нашим данным (1939), сопровождается значительным повышением гидролитических свойств регенерата, что связано, повидимому, с тем, что в периоде митоза, когда происходит разрушение ядерной оболочки и значительное количество ядерного вещества переходит в цитоплазму (Вильсон, 1940), вместе с этим освобождается и значительная часть фермента, которая, согласно вышеизложенным представлениям Опарина и др., будучи связанной с структурными элементами клетки, ускоряет синтетические процессы, а переходя в цитоплазму, оказывает гидролизующее действие. Усиление интенсивности гидролитических реакций в клетках регенерата на этой стадии, повидимому, связано со значительными превращениями белковых комплексов.

На основании наших данных можно заключить, что эти процессы химической дифференцировки белковых компонентов клеток в период гистологической дифференцировки зачатка регенерирующего органа сопровождаются гораздо большей перестройкой белковых веществ, чем при развитии зачатка конечности в нормальном онтогенезе.

При сравнении интенсивности автолиза тканей зачатка регенерирующей конечности и зачатка нормально развивающейся конечности она

оказывается, как было показано, значительно выше в регенерате, тогда как, согласно литературным данным, подробно приведенным в нашей прошлой работе (1940), протеолитическая активность тканей эмбриона хотя и колеблется, по некоторым данным, на отдельных стадиях, но в течение всего периода эмбрионального развития остается на более низком уровне по сравнению с тканями взрослого животного. Вместе с этим при определении гидролитической активности тканей нормальной конечности различного возраста животных нами было обнаружено, что у 2-месячных аксолотлей интенсивность автолиза за определенный промежуток времени почти в 2 раза меньше, чем у 6-месячных животных. Далее, вышеприведенные гистологические данные Казанцева (1934) также показывают, что процессы распада тканей остатка ампутированного органа при регенерации оказываются тем меньше, чем моложе животное, т. е. чем меньше дифференцирована ткань. Следовательно, на основании этого можно заключить, что гидролитическая способность клеток (т. е. интенсивность гидролитических реакций) связана с определенной степенью их физиологической дифференцировки. С этой точки зрения наши данные позволяют заключить, что, несмотря на большое внешнее сходство между зачатком регенерирующей конечности у взрослого животного и зачатком нормально развивающейся конечности на одной и той же морфологической стадии развития, имеется отчетливое различие, по крайней мере в физиологическом состоянии их клеток, которое определяется, повидимому, различным их происхождением: в то время как для образования зачатка нормальной конечности источником материала и окружающей средой служат эмбриональные ткани, для образования зачатка регенерирующей конечности этим источником являются дифференцированные ткани органа взрослого животного.

С наступлением периода видимой дифференцировки тканевых компонентов органа как при регенерации, так и при нормальном развитии процессы обмена протекают вполне сходно.

Выводы

1. Белковый метаболизм тканей остатка ампутированного органа в процессе регенерации изменяется в направлении повышения интенсивности гидролитических реакций. Содержание азота продуктов белкового распада тканей значительно возрастает; белковый азот, наоборот, отчетливо уменьшается. Следовательно, нормальное равновесие белкового обмена в тканях остатка органа нарушается.

2. Эти изменения в белковом обмене тканей остатка органа, наступая первоначально вследствие повреждения тканей при ампутации, затем становятся необходимым условием для образования регенерационной бластемы и протекают в зависимости от дальнейшего ее развития.

3. Период образования регенерационной почки характеризуется отчетливым уменьшением содержания общего азота тканей остатка органа. Вместе с этим содержание белкового азота регенерационной почки в первоначальном периоде ее образования и роста совпадает по величине с содержанием его в тканях остатка органа. Это указывает на то, что регенерационная почка образуется за счет материала тканей остатка органа.

4. При сравнении зачатка регенерирующей конечности у взрослого животного с зачатком нормально развивающейся конечности у молодых животных, несмотря на большое морфологическое сходство между ними, обнаруживается отчетливое различие в отношении их физиологических свойств. Зачаток регенерирующей конечности представляется в физиологическом отношении более сложной системой по сравнению с зачатком нормально развивающейся конечности, что связано, повидимому, с тем,

что, в то время как источником материала и окружающей средой для образования нормально развивающейся конечности служат эмбриональные ткани, для образования зачатка регенерирующей конечности этим источником служат дифференцированные ткани органа взрослого животного.

5. Начиная со стадии видимой дифференцировки зачатка органа как при регенерации у взрослых животных, так и при нормальном развитии процессы белкового обмена протекают вполне сходно.

Лаборатория механики развития
Института эволюционной морфологии
им. Северцова АН СССР

Поступило
17.III.1941

ЛИТЕРАТУРА

1. Благовещенский А. В. и М. П. Юргенсон, Условия обратимого действия протеолитических ферментов пшеницы, Бюлл. эксп. биол. и мед., т. III, вып. 3, 1937.
2. Благовещенский А. В., Факторы синтетических процессов в организме растений, Тр. Моск. дома ученых и Ин-та биохимии АН СССР, вып. 4, 1940.
3. Воронцова М. А., Специфическая органообразующая способность компонентов регенерирующего органа, Ученые записки МГУ, вып. 43, Морфогенез (Тр. Ин-та экспер. морфогенеза, т. VII), 1940.
4. Вильсон Э., Клетка и ее роль в развитии и наследственности, т. 2, Изд-во АН СССР, Москва — Ленинград, 1940.
5. Казанцев В., Гистологические исследования процессов регенерации ампутированных конечностей аксолотля, главным образом для выяснения вопроса о происхождении клеток, дающих начало различным тканям регенерации, Тр. Лаб. эксп. зоол. и морф. жив. АН СССР, т. 3, 1934.
6. Курсанов А. Л., Обратимое действие ферментов в живой растительной клетке, Изд-во АН СССР, Москва — Ленинград, 1940.
7. Леб Жак, Организм как целое с физико-химической точки зрения, Москва — Ленинград, 1926.
8 Лиознер Л. В., Анализ формообразовательных свойств компонентов регенерирующего органа, Ученые записки МГУ, вып. 43, Морфогенез (Тр. Ин-та экспер. морфогенеза, т. VII), 1940.
9. Насонов Д. Н. и Б. Я. Александров, Реакция живого вещества на внешние воздействия, Изд-во АН СССР, Москва — Ленинград, 1940.
10. Опарин А. И., Ферментная система как основа физиологических признаков у растений, Изв. АН СССР, сер. биол., № 6, 1937.
11. Опарин А. И., Направленность действия ферментов в живой клетке, Сборник «Синтез органического вещества и роль витаминов в растении», Изд. АН СССР, Москва — Ленинград, 1940.
12. Полежаев Л. В., О значении остатка органа в процессе регенерации конечности у аксолотлей, Арх. анат., гистол. и эмбриол., т. 13, № 1, 1934.
13. Полежаев Л. В., Теория детерминации процесса регенерации органов, ДАН, т. 27, № 5, 1940.
14. Рывкина Д. Е. и Стриганова А. Р., Местные и общие изменения протеолиза в процессе регенерации органа, Изв. АН СССР, сер. биол., № 5, 1939.
15. Стриганова А. Р., Об изменении активности катепсина при нормальной и патологической регенерации у амфибий, Изв. АН СССР, сер. биол., № 5, 1939.
16. Стриганова А. Р., 1. Протеолитическая активность тканей регенерирующего органа при различных условиях среды. 2. Влияние активаторов на протеолитическую активность регенерирующего органа, ДАН, т. 27, № 4, 1940.
17. Шаксель Ю. Ю., К вопросу о детерминации регенерации конечности аксолотля, ДАН, № 14, 1934.
18. Blagowestschenski A. u. G. Eremeev, Zur Kenntnis der Plasteine, Bioch. Ztschr., 270, 1934.
19. Butler E., The Effects of X-radiation on the regeneration of the fore limb of amblystoma larvae, J. Exper. Zool., 65, 1933.
20. Butler E. a. W. Puckett, Studies on cellular interaction during limb regeneration in amblystoma, J. of exper. Zool., 84, № 2, 1940.
21. Guyénot E., Le problème morphogénétique dans la régénération des Urodèles; détermination et potentialités, Rev. suisse de Zool., 34, 1927.
22. Hellmich W., Untersuchungen über Herkunft und Determination des regenerativen Materials bei Amphibien, Arch. Entw.-mech., 121, I, 1930.
23. Parnas J. und Z. Krasińska, Über den Stoffwechsel der Amphibienlarven, Bioch. Ztschr., 116, 1921.
24. Schaxel J., Untersuchungen über die Formbildung der Tiere, Berlin, 1921.

25. Thornton C., The histogenesis of muscle in the regenerating fore limb of larvae Amblystoma punctatum, J. Morph., 62, 1938.
26. Voegtlin C., M. Maver and D. Dohnson, The influence of the oxygen tension on the reversal of proteolysis protein synthesis in certain malignant tumors and normal tissues, J. of Pharmac. and Exper. Therap., 48, 1933.
27. Wasteneys H. and H. Borsook, The Enzymatic synthesis of Protein, Phys. Rev., 10, I, 1930.
28. Wendelstandt P., Experimentelle Studien über Regenerationsvorgänge am Knochen und Knorpel, Arch. mikr. Anat., 63, 1904.
29. Weis P., Regeneration an transplantierten Extremitäten entwickelter Amphibien, Arch. mikr. Anat., 102, 1924.
30. Weis P., Extremitätenbildung aus Schwanzblastem im Extremitätenfeld bei Triton, Arch. Entw.-mech., III, 1927.

A. STRIGANOVA. PROTEIN METABOLISM DURING THE REGENERATION OF AN ORGAN

SUMMARY

The author has set himself the task to study the interrelation between destruction processes in the part left after amputation of an organ and the processes of accumulating the cellular material of the regeneration blastema. With this aim in mind he made an investigation of the protein metabolism in a regenerating limb of an adult (6—8 months old) axolotl.

The tissues were tested for the content of total and residual nitrogen (according to Parnas); for the content of aminonitrogen (according to Folin) and for the rate of autolysis. To the investigation were subjected separately the tissues of the stump and of the regenerate at successive stages of development. For the sake of comparison the nitrogen metabolism was studied also in the tissues of a normally developing leg of a young axolotl.

It has been found as a result of this investigation that the content of residual nitrogen (RN) in the stump tissues increase in the process of regeneration of the end of the leg, which fact shows that the products of protein breakdown are accumulating in tissues. At the same time these tissues are distinguishable by a greatly increased power of autolysis as compared to the norm.

While increasing in residual nitrogen the stump tissues decrease in total nitrogen considerably. It may therefore be said that during the regeneration of an amputated leg the normal equilibrium between proteins and their breakdown products is shifted in the stump tissues towards the breakdown side. In other words the protein metabolism is characterized here by a considerable intensification of hydrolytic processes and by decrease in total nitrogen. Control experiments on the determination of nitrogen metabolism in the tissues of uninjured extremities of the same axolotls gave normal figures in all cases. It will be obvious that the shift in the equilibrium of the protein metabolism is of local specific character and is thus connected directly with the regeneration of the new organ. It is in the early stage of formation and development of the regeneration bud that the protein metabolism in the stump tissues deviates the most from equilibrium.

With regard to the content of total N in the regenerate at the time when the bud goes through first stages of development differs but little from the stump tissues. And there is even a complete coincidence in respect to the protein nitrogen (Total N — RN) in this period. Hence at the start of its development the regeneration bud is not distinguishable from the stump tissue, if both are compared against the amount of protein, this main component of a living cell.

From what has been said here it may be concluded that the regeneration bud is formed out of the materials contained in the stump tissues. These materials are set free by the hydrolytic processes taking place there.

The regenerate is by far lower in RN and amine N than are the tissues of the stump. This may be taken to mean that in its cells the metabolism is governed by synthetic processes.

In that point, a regenerating extremity can be compared with a normally developing extremity in a normal ontogeny, since for the latter similar results were obtained.

But there is also a difference. The anlage of a regenerating extremity shows a much higher power of autolysis compared to the anlage of a normally developing extremity.

It may be remarked that in the normal extremity the autolysis of tissues is by far less intensive if the axolotl is 2 months old than if it is 8 months old. From histological data (Kazantsev, 1934) it may be inferred that disintegration processes in the tissues in the part left after the amputation of an organ are decreasingly active as we pass from an older to a younger animal. In other words their intensity falls in the direction of less differentiative tissues. Obviously the hydrolytic properties of tissues are connected with the degree of their physiological differentiation.

Therefore, the difference in the autolytic power of the anlage of a regenerate and of a normally developing extremity at the same morphological stage of development is evidence of a different physiological state of their cells. It may be supposed on the basis of the data obtained that the anlage of the regenerating extremity in an adult axolotl is a more complex system physiologically, as compared to the anlage of a normally developing extremity. This is probably because the external medium and the source of materials of which the extremity is formed are embryonic tissues in the case of a normal development, and not differentiated tissues of an adult axolotl, as in the case with regeneration.

It may be mentioned in conclusion that from the stage of visible differentiation onwards the processes of protein metabolism are quite similar both in the leg anlage of an adult axolotl, in the case of regeneration, and in the anlage of a normally developing leg.

Laboratory of development mechanics
A. N. Sewertzoff Institute of evolutionary morphology,
Academy of Sciences of the USSR, Moscow

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1—2, 1942 Classe des sciences biologiques

Б. Г. БОЯРСКАЯ

О ТЕРМОФИЛЬНЫХ БАКТЕРИЯХ, ГИДРОЛИЗУЮЩИХ КРАХМАЛ

(*Представлено академиком* **А. А. Рихтером**)

Амилаза грибов и бактерий уже давно привлекает внимание исследователей, и в ряде случаев амилолитическая способность микроорганизмов нашла себе практическое применение (5). Обычно бактериальные ферментативные препараты получаются из культур Bac. mesentericus, так как данный вид довольно быстро осахаривает крахмал.

Нам представлялось интересным изолировать термофильную расу этого бацилла, так как опыт работы с термофильными бактериями показал, что последние отличаются несравненно более быстрым ростом и более активным ферментативным действием, чем мезофильные расы этих же микроорганизмов.

Чтобы выделить термофильную расу Bac. mesentericus, мы исследовали картофель, ячменный солод, несколько сортов пшеничной муки, пробы муки, заведомо содержащей Bac. mesentericus; печеный хлеб, зараженный Bac. mesentericus; зерна пшеницы, ржи, ячменя, овса, конопли и те же зерна, предварительно прогретые до 60°, которые при обычном посеве давали почти чистую культуру Bac. mesentericus. Посевы производились на картофельный отвар, картофельный агар и некоторые другие среды.

Наши поиски были тем более обоснованны, что, по имеющимся литературным данным, существуют расы этой бактерии, весьма устойчивые к высоким температурам (Мирзоева, 1939; Раутенштейн, 1939). Нам пришлось наблюдать спонтанное развитие Bac. mesentericus в картофельном агаре, простерилизованном при 120° и помещенном затем в термостат на 60°. Однако, несмотря на значительное количество проведенных исследований, нам не удалось выделить термофильной расы Bac. mesentericus. Хотя в перечисленных выше образцах Bac. mesentericus содержался постоянно, но это были исключительно термотолерантные его формы.

Между тем разложение крахмала в природе при более высоких температурах указывает на то, что несомненно существуют термофильные формы микробов, способные осахаривать крахмал.

Термофильная амилолитическая бактерия была выделена нами при следующих обстоятельствах.

В процессе работы применялась среда Кульгаса (Coolhaas), имеющая следующий состав: воды водопроводной 1000 мл, картофельного крахмала 10 г; K_2HPO_4 1 г; NH_4Cl 1 г; $MgSO_4$ 0,5 г; мела 2 г. Среда разливалась по 220—250 мл в круглые колбы емкостью в 300 мл.

Стерилизация производилась текучим паром 20 минут и на следующий день при 110° 25 минут.

В одной из колб, не засеянной и служившей в нашем опыте контролем, при температуре 60° через 3 дня на поверхности среды появилась тонкая пленка, осадок крахмального клейстера исчез, среда просветли-

лась, и в ней было обнаружено значительное количество сахара. При микроскопии были видны палочковидные бактерии. В такой же колбе, оставленной при 30°, никаких видимых изменений не наблюдалось. Клейстер оставался толстым слоем на дне колбы. Сахара и бактерий не было. Очевидно, описанные выше явления были вызваны термофильным организмом, внесенным в среду вместе с крахмалом и способным переносить повторное нагревание в 100—110°.

При рассевах из содержимого колб на плотную среду с крахмалом была изолирована чистая культура амилолитической бактерии. Культивирование ее производилось на среде следующего состава: картофельный отвар + 0,5% пептона + 2% мела. Для получения плотных сред добавлялся агар. На этой среде развитие шло лучше, чем на ряде других субстратов, испытанных нами.

Дальнейшее исследование показало, что выделенный организм представляет собой палочку с терминальной или субтерминальной спорой, хорошо развивается на крахмалсодержащих средах и обладает высокой амилолитической способностью. Он не разжижает желатины, не сбраживает крахмала, на жидкой среде дает тонкий иризирующий налет и большой хлопьевидный осадок.

Выделенный бацилл является истинным термофилом. Он не дает видимого роста при 30°, слабо развивается при 40° и быстро размножается при 60°. При посеве на чашки Петри мелкие колонии можно видеть уже через 12 часов. Колонии быстро росли, и к 24 часам после посева диаметр их достигал 3—4 мм, вокруг колоний резко выделялись зоны гидролиза крахмала диаметром в 7—10—15 мм.

По своим морфологическим и физиологическим признакам выделенный бацилл резко отличается от Bac. mesentericus (фиг. 1 и 2). Его колонии округлые, несколько приподнятые, мягкие, мажущиеся. Особенно следует отметить хорошую диффузию фермента. Это следует из большого диаметра зон гидролиза вокруг колоний; он распространяется в глубину



Фиг. 1. Термофильный амилолитический бацилл; 24-часовая культура. Темные центральные кружки — колонии; светлые поля — зоны гидролиза крахмала

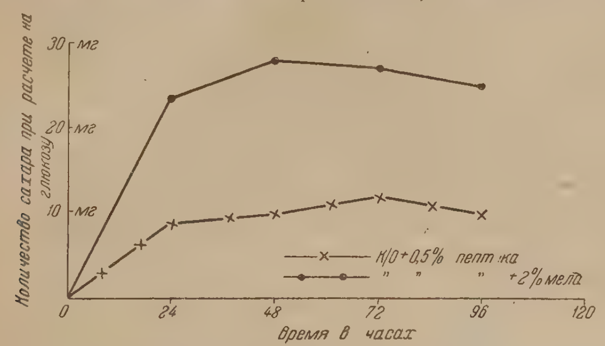


Фиг. 2. Колонии Bac. mesentericus; 48-часовая культура. Вне колонии — нет гидролиза

на всю толщину агаровой пластинки. Поэтому зоны гидролиза отчетливо видны, даже если не прибегать к обычному методу окраски чашки иодом: гидролизованные участки вокруг колоний резко отличаются своей прозрачностью от окружающих частей неизмененного агара. Если перевернуть агаровую пластинку, то и на обратной стороне ее в зонах гидролиза иодной реакцией крахмала обнаружить уже нельзя. Большая активность фермента проявляется и при культивировании бацилла в жидкой среде. Так, в картофельном отваре иодная проба на крахмал делается отрицательной в 15—18-часовых культурах.

Для объективной оценки амилолитической активности описываемого бацилла был проведен ряд опытов. Культура предварительно пассировалась на плотной среде, с интервалами между пассажами в 20—24 часа.

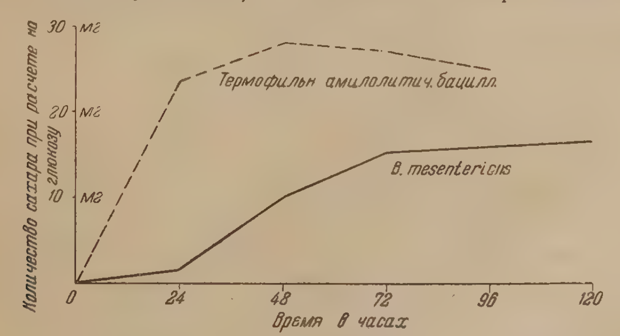
Затем свежей суточной культурой заражались колбы Эрленмейера емкостью в 300 см³, содержавшие 70—80 см³ среды. В одних колбах был картофельный отвар с 0,5% пептона; в других — та же среда с 2% мела. pH этих сред был соответственно равен 6,53; 7,38. Колбы выдержива-



Фиг. 3. Динамика активности фермента термофильного амилолитического бацилла в зависимости от условий культивирования. (Осахаривание 100 мг крахмала)

лись при 60°. Накопление и активность амилазы в каждой из опытных колб определялись ежедневно в течение 5 дней. Методика определения активности амилазы заключалась в следующем.

В небольшие эрленмейеровские колбочки наливалось по 10 мл 1%-ного растворимого крахмала, т. е. всего 100 мг крахмала. Затем колбочки помещались в водяную баню, и последняя подогревалась до 80—85°,



Фиг. 4. Сравнительная активность ферментов термофильного амилолитического бацилла и Bac. mesentericus. (Осахаривание 100 мг крахмала)

после чего в каждую колбочку вносилось по 1 мл ферментной вытяжки (культуральной жидкости). Колбы выдерживались в бане в течение 60 мин. Действие фермента прерывалось добавлением реактива Фелинга с последующим определением сахара по Бертрану. Кривые (фиг. 3 и 4), представляют средние величины из нескольких опытов. Из кривых видно, что максимум активности фермента приходится на вторые сутки культивирования бактерии. При этом 1 мл ферментной вытяжки, действуя при температуре 80—85° в течение часа, из 100 мг растворимого крахмала дает сахара 26—28 мг при расчете на глюкозу или 52—56 мг при расчете на мальтозу. Та же величина осахаривания получается, если

ферментативное действие ограничить 30 или 15 мин. По Эфрону (Effront), активность амилазы на вторые сутки была равна 0,01. Кривые показывают также, что при культивировании бацилла на среде с мелом фермент активнее; в той же среде без мела развитие хуже, и активность фермента значительно слабее. По мере развития организма происходит подкисление среды. Конечный pH в среде с мелом 6,95; в среде без мела 5,33. Возможно, это подкисление и является одной из причин постепенного снижения активности фермента.

По нашим наблюдениям, разжижающее действие усиливается с повышением температуры. Оптимальной температурой для разжижения крахмала является температура, близкая к 100°. При добавлении 1 мл ферментной вытяжки к 20 мл 5%-ного крахмала, нагретого до температуры кипящей водяной бани, происходит быстрое разжижение крахмала. Одновременно при этом происходит и осахаривание крахмала, но слабее, чем при 80—85°.

Сравнивая выделенную бактерию с таким классическим амилолитическим бациллом, как Bac. mesentericus, следует признать, что ферментативное действие первой быстрее и интенсивнее, как это можно видеть из фиг. 3 и 4. Результаты наших исследований подтверждают данные других авторов [2, 3], по которым амилолитическое действие Bac. mesentericus при оптимальных условиях культивирования является наивысшим на 4—5-е сутки, а ее максимальное осахаривающее действие выражается в 33—40 мг мальтозы из 100 мг растворимого крахмала.

Таким образом, можно констатировать, что для выделенной термофильной бактерии характерны:

1) быстрое развитие на простых по своему составу средах;

2) интенсивное амилолитическое действие, более энергичное, чем у Bac. mesentericus;

3) оптимум разжижающего действия на крахмал — температура, близкая к 100°.

Детальное изучение оптимальных условий развития и жизнедеятельности описанного бацилла, возможно, будет иметь и практическое значение.

Институт микробиологии
АН СССР

Поступило
24.X.1940

ЛИТЕРАТУРА

1. Мирзоева, Причины обогащения зерна и муки картофельной палочкой, Микробиология, т. VIII, вып. 6, 1939.
2. Попова Е. и Пучкова М., Получение и применение рапидазы в пивоварении, Биохимия, т. 3, вып. 2, стр. 246, 1938.
3. Проскуряков Н. и Доббина, Накопление ферментов в культурах в зависимости от состава питательной среды, Микробиология, т. VIII, вып. 8, стр. 1092, 1939.
4. Раутенштейн Я., Самонагревание пшеницы и роль микроорганизмов в этом процессе, Микробиология, т. VIII, вып. 5, стр. 556, 1939.
5. Смис и Обольд, Промышленная микробиология, стр. 190, 1933.

B. G. BOYARSKAYA. ON THERMOPHILIC BACTERIA HYDROLYZING STARCH

SUMMARY

From a Coolhaas medium with 1% starch, subjected to sterilization by flowing steam, we isolated a thermophilic, amylolytic bacillus. Its saccharifying ability is considerably greater than that of *Bacillus mesentericus*. The optimum temperature for its disintegrating action on starch is close to 100° C.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÊMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1—2, 1942 Classe des sciences biologiques

М. Н. РОТМИСТРОВ и М. Ф. ЛОХВИЦКАЯ

СБРАЖИВАНИЕ ЦЕЛЛЮЛОЗЫ МАСЛЯНОКИСЛЫМИ БАКТЕРИЯМИ

(Представлено академиком **А. А. Рихтером***)*

Изучение изменчивости анаэробных целлюлозных бактерий, обнаруженной одним из нас (Ротмистров, 1940 a), привело к установлению идентичности этой группы микроорганизмов и обычных маслянокислых бактерий (1940 b). Однако идентичности цитоморфологических, культуральных и общефизиологических признаков еще не достаточно для того, чтобы обычные маслянокислые бактерии считать возбудителями брожения целлюлозы. Главным признаком, по которому возбудители брожения целлюлозы выделялись в особую группу анаэробных целлюлозных бактерий, всегда служила их способность сбраживать чистую целлюлозу в жидких питательных средах. Чтобы показать наличие этого свойства у типичных маслянокислых бактерий, мы и провели настоящую работу.

Следует отметить, что существующие по этому вопросу литературные данные противоречивы. Большинство исследователей маслянокислого брожения [8, 12, 13, 14, 15, 16] указывает, что изучавшиеся ими штаммы целлюлозы не затрагивают. Лишь Бредеман (Bredemann, 1909) и Кунингам (Cunningham, 1931) упоминают о том, что среди находившихся в их распоряжении культур маслянокислых бактерий некоторые обладали способностью незначительно разрушать целлюлозу. Однако этому свойству маслянокислых бактерий ни упомянутые авторы, ни более поздние исследователи, повидимому, не придавали никакого значения. Клаусен (Clausen, 1931) выделил клостридиальную форму, названную им Bacillus amylobacter navicula; эта типичная маслянокислая бактерия близка к Bac. amylobacter Бредемана и вместе с тем она сбраживала целлюлозу.

Для наших опытов были взяты три штамма маслянокислых бактерий: № 43, выделенный из садовой почвы, взятой в Полтаве; № 52 — из почвы Восточного берега Крыма и № 55 — из харьковской почвы. Для выделения применялся обычный метод получения маслянокислых бактерий — заражение пастеризованной почвой пептонной воды с 2% сахарозы. После трех пассажей на жидкой среде с сахарозой бактерии перенесены на картофельный агар. На этой среде они выдержали еще три пассажа с выделением в каждом пассаже из одной колонии. Одна колония из третьего пассажа приспособлялась по нашей методике (1939 a) к сбраживанию фильтровальной бумаги. У штамма № 43 для этого потребовалось 36 дней; у штамма № 52 — 40 дней; у штамма № 55 — 58 дней. В качестве посевного материала в описываемых опытах использован пятый пассаж после приспособления к сбраживанию целлюлозы.

Брожение проводилось на двух средах: на среде Вильджона, Фреда и Петерсона (№ 1) и на среде Ротмистрова (№ 2) следующего состава: суперфосфата 4 г, хлористого аммония 3 г, хлористого калия 1 г, воды водопроводной 1 л. Две различные среды применялись для того, чтобы

показать возможность развития бактерий на среде с белковым азотом (№ 1) и на среде с неорганическим азотом (№ 2). Среды содержали 2% фильтровальной бумаги. Посевной материал составлял 10% от объема среды. Опыты проводились при 40 и 60° в соответствии с данными Ротмистрова (1940 c) для целлюлозных бактерий. Результаты анализов сведены в приводимую таблицу. Анализ параллельных колб дал незначительные расхождения, поэтому для сокращения таблицы приводятся данные лишь по одной колбе из каждого опыта. Продукты брожения выражены в граммах на литр среды и в процентах к сброженной целлюлозе.

Сбраживание целлюлозы маслянокислыми бактериями

Температура брожения	№ штаммов	Среды	Продолжительность брожения (дни)	Сброжено целлюлозы, %	Найдено в среде									
					спирта		летучих кислот						молочной кислоты	
							муравьиной		уксусной		масляной			
					г/л	%	г/л	%	г/л	%	г/л	%	г/л	%
40°	43	№ 1	23	88,8	0,46	2,7	2,54	15,0	4,23	25,0	Нет	—	3,616	21,4
	52	№ 2	37	81,4	0,47	4,8	Нет	—	3,352	21,7	0,56	3,6	0,323	2,1
	55	№ 1	13	89,2	0,39	2,3	Нет	—	2,35	14,0	1,047	6,1	4,345	25,7
60°	43	№ 1	14	63,4	Нет	—	2,39	19,8	2,76	22,9	0,59	4,9	0,98	8,1
	52	№ 2	12	77,6	1,144	7,7	Нет	—	1,38	9,3	1,049	7,1	7,643	51,8
	55	№ 1	8	96,1	0,824	4,5	3,168	17,4	4,82	26,4	0,32	1,8	нет	—

Из таблицы видно, что при 40 и 60° все три штамма маслянокислых бактерий хорошо сбраживали фильтровальную бумагу. Полученная степень сбраживания целлюлозы достигает уровня наиболее удачных опытов по термофильному сбраживанию целлюлозы истинными целлюлозными бактериями (Первозванский и Чельцова, 1936; Ротмистров и Шаройко, 1939 b). По внешним признакам брожение также нисколько не отличалось от обычного брожения целлюлозы, вызываемого чистыми культурами анаэробных целлюлозных бактерий. Через сутки после инокуляции в колбах возникало газообразование, среда становилась мутной, кусочки фильтровальной бумаги постепенно утрачивали прочность, фибролизировались и затем исчезали.

Штаммы № 43 и 52 пигмента не образовывали, штамм № 55 при 40 и 60° образовал желто-оранжевый пигмент, весьма характерный для сбраживания фильтровальной бумаги истинными целлюлозными бактериями.

Анализ культурных сред показал наличие нормальных продуктов брожения целлюлозы: этилового спирта, муравьиной, уксусной, масляной и молочной кислот. Определение ацетона в средах дало отрицательные результаты. В образовании спирта и муравьиной кислоты наблюдаются значительные колебания. Уксусная кислота образуется всеми штаммами почти в одинаковых количествах, независимо от температуры брожения и состава среды. Соотношение между уксусной и масляной кислотами колеблется в пределах 2:1—5:1, т. е. уксусной образуется значительно больше, чем масляной. Аналогичное отношение уксусной кислоты к масляной наблюдалось при сбраживании целлюлозы истинными целлюлозными бактериями в наших прежних работах (1939 b, 1939 c). В исследованиях маслянокислого брожения углеводов имеются указания на существование обратной корреляции между накоплениями масляной и молочной кислот. В приведенных данных этой закономерности не наблюдается.

По внешним признакам брожение протекало одинаково на среде с пептоном в качестве источника азота (№ 1) и на среде с хлористым аммонием (№ 2). Как видно из таблицы, между цифровыми данными, характеризующими результаты брожений на этих двух средах, значитель-

ных расхождений также нет. Отсюда следует, что развитие маслянокислых бактерий и вызываемое ими брожение целлюлозы возможны на средах, лишенных органического азота.

Чтобы выяснить влияние температуры на брожение целлюлозы, вызываемое маслянокислыми бактериями, опыты проводились при 40 и 60°. Оказалось, что при этих температурных градациях брожение шло хорошо, замедляясь немного при 40°. Степень сбраживания целлюлозы при 40 и 60° почти одинакова, продукты брожения качественно идентичны. Наблюдается лишь небольшое различие в выходах. Все три штамма обладали способностью вызывать брожение и при 25°, однако протекало оно столь медленно, что для полного сбраживания 2 г фильтровальной бумаги потребовалось бы 8—10 месяцев. В обследованных температурных границах (25—60°) энергия брожения повышалась с повышением температуры вплоть до 60°. Эту температуру и нужно считать оптимальной для сбраживания целлюлозы всеми тремя штаммами маслянокислых бактерий.

Таким образом, обычные маслянокислые бактерии почвы способны вызывать нормальное анаэробное брожение целлюлозы. В зависимости от температуры брожения оно могло бы рассматриваться как мезофильное или как термофильное.

Способность сбраживать целлюлозу, выявленную у трех использованных в этой работе культур маслянокислых бактерий, нельзя считать свойством исключительным, заложенным в природе лишь некоторых штаммов почвенных маслянокислых бактерий. Для этого нет основания, так как никакого селекционирования штаммов для проведения этой работы не производилось. Возможность сбраживания целлюлозы маслянокислыми бактериями в принципе уже была выяснена одним из нас (Ротмистров, 1940 b). На этом основании мы взяли три штамма обычных маслянокислых бактерий и задались целью экспериментально изменить их биохимические свойства. Первоначально все три штамма очень хорошо сбраживали сахарозу, но абсолютно не сбраживали целлюлозы. Однако последовательным культивированием в жидких средах, с гидратцеллюлозой и затем с фильтровальной бумагой, у всех трех штаммов удалось вызвать образование ферментного комплекса, необходимого для гидролиза и сбраживания целлюлозы. Эти опыты проводились в условиях строгой стерильности, и какая бы то ни было возможность инфекции здесь была устранена.

Культуры, раз приспособившиеся к сбраживанию целлюлозы, в дальнейших пассажах вели себя как истинные целлюлозные бактерии. Очевидно, фермент целлюлаза относится к адаптивным ферментам маслянокислых бактерий, и, следовательно, по отношению к целлюлозе их клетки могут находиться в физиологически различных состояниях: активном и не активном. Есть основание предполагать, что маслянокислые бактерии, приспособившиеся в естественных условиях к сбраживанию целлюлозы, и описываются в литературе как анаэробные целлюлозные бактерии.

Проведенное искусственное приспособление маслянокислых бактерий к сбраживанию целлюлозы представляет собой экспериментальную переделку природы этих бактерий. Вопрос о закреплении и передаче в дальнейших пассажах искусственно выработанного свойства бактерий нельзя считать окончательно выясненным. Но возможность направленного изменения биохимических свойств бактерий приближает нас к полному подчинению микробиологических процессов воле исследователя и расширяет перспективы практического использования бактериальных брожений.

Биохимический отдел
Украинского научно-исследовательского
института пищевой промышленности,
Харьков

Поступило
3.III.1941

ЛИТЕРАТУРА

1. Первозванский В. В. и Чельцова Ю. С., Сбраживание целлюлозы элективными культурами термофильных бактерий, Микробиология, т. V, вып. 3, 1936.
2. Ротмистров М. Н., Выделение чистых культур целлюлозных термофильных бактерий, Микробиология, т. VIII, вып. 1, 1939 a.
3. Ротмистров М, Н., Изменчивость анаэробных целлюлозных бактерий, Микробиология, т. IX, вып. 4, 1940 a.
4. Ротмистров М. Н., О связи между маслянокислыми бактериями и возбудителями брожения целлюлозы, Материалы научно-исслед. работы кафедры товароведения пищевых продуктов УИСТ, вып. 6, 1940 b.
5. Ротмистров М. Н. Об идентичности возбудителей термофильного и мезофильного брожения целлюлозы, ДАН СССР, т. XXVIII, № 9, 1940 c.
6. Ротмистров М. Н. и К. М. Шаройко, К изучению термофильного брожения целлюлозы, Микробиология, т. VIII, вып. 7, 1939 b.
7. Ротмистров М. Н. и К. М. Шаройко, Материалы о термофильном брожении целлюлозы, Сборник работ отдела биохимический технологии УНИИПП, 1939 c.
8. Botkin S., Über einen Bacillus butyricus, Zeitschr. f. Hyg., Bd. XI, S. 421, 1892.
9. Bredemann A. M. et Bredemann G., Bacillus amylobacter, Zentrbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. XXIII, S. 385, 1909.
10. Clausen P., Studien über anaerobe Zellulosebacillen unter besonderer Berücksichtigung der Züchtungstechnik, Zentrbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. LXXXIV, S. 20, 1931.
11. Cunningham A., The life-cycle of B. saccharobutyricus von Klecki. III. The slender rod phase and secondary transformation, Zentrbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. LXXXIII, S. I, 1931.
12. McCoy E., E. Fred, W. Peterson a. E. Hastings, A cultural study of certain anaerobic butyric-acid-forming bacteria, Journ. Inf. Dis., V.XLVI, p. 118, 1930.
13. Perdrix M., Sur les fermentations, produites par un microbe anaerobic de l'eau, Ann. de l'Inst. Pasteur, t. V, p. 287, 1891.
14. Pringsheim H., Über die Verwendung von Cellulose als Energiequelle zur Assimilation des Luftstickstoffs, Zentrbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. XXIII, S. 300, 1909.
15. Schaftenfroh A. u. R. Grassberger. Über Buttersäuregährung, Arch. f. Hyg., Bd. XXXVII, S. 54, 1900.
16. Schwarz N., Was ist Bacillus amylobacter, Zentrbl. f. Bakt., Abt. I, Bd. CXXV, S. 115, 1932.

M. N. ROTMISTROV and M. F. LOCHVITSKAYA. FERMENTATION OF CELLULOSE BY BUTYRIC-ACID BACTERIA

SUMMARY

Studying the variation of anaerobic cellulose bacteria, Rotmistrov (5) established that this group of microorganisms and butyric-acid bacteria were completely identical as regards their cyto-morphological and physiological characters. With this as a basis we undertook the task of adapting several different strains of butyric-acid bacteria to the fermentation of cellulose.

From soil-specimens taken in the Crimea and in the Ukraine we isolated, according to the usual method, three strains of mobile butyric-acid bacteria of the type of *Clostridium butyricum*.

All three strains, by means of an original method, were successfully adapted to fermentation of filter paper. As regards its external appearance, this fermentation did not differ from normal fermentation of cellulose caused by typical cellulose bacteria. One of the strains, No. 55, during the fermentation of the paper formed a yellowish-orange pigment, very characteristic for thermophilic fermentation of cellulose.

Butyric-acid bacteria proved to be able to adapt themselves to differences in temperature; fermentation of cellulose took place both at 40°C and at 60°C.

When the medium contained 2 per cent of filter paper, on the average 80—90 per cent of the cellulose fermented. In the media there were found ethyl alcohol, butyric, acetic, formic, and lactic acids, i. e., products that accumulate in a medium when filter paper is fermented by anaerobic cellulose bacteria.

We regard our artificial adaptation of butyric-acid bacteria to the fermentation of cellulose as an experimental remolding of the nature of these bacteria.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÈMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1—2, 1942 Classe des sciences biologiques

Б. К. ЛИХАРЕВ

ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ НЕКОТОРЫХ ПРИЗНАКОВ У SPIRIFER MOOSAKHAILENSIS DAVIDSON И У ДРУГИХ СХОДНЫХ С НИМИ ВИДОВ И О «РОДЕ» NEOSPIRIFER

(Представлено академиком **А. А. Борисяком)**

Spirifer moosakhailensis неоднократно описывался в палеонтологической литературе. Ряд авторов (Давидсон, Вааген, Динер, Бройли, Рид и др.) дал несколько хороших изображений его представителей, происходящих из разных местностей. Их взгляды на синонимику этого вида, однако, значительно расходятся между собой; в частности, многими авторами он отождествлялся и отождествляется со Sp. fasciger Keys. Большинство современных советских палеонтологов принимает, однако, его самостоятельность. Изучая изображения Sp. moosakhailensis, приведенные в различных работах, убеждаешься, однако, что они довольно отличны одно от другого.

Первое описание и изображение этого вида даны были Давидсоном (Davidson) в 1862 г. (табл. I, фиг. *1*, *2*). Один оригинал Давидсона, который, если он сохранился, очевидно, следует принять за лектотип, представляет собой крупный экземпляр (длиной до 55 мм); длина смычной комиссуры равна у него наибольшей ширине; смычные углы прямые. Арея треугольного очертания, с прямыми плечиками; отношение ширины раковины к длине равно 1,5; отношение длины ареи к ее высоте — около 10. Широкий дельтирий почти целиком закрыт выпуклым псевдодельтидием. Раковина покрыта тонкими радиальными ребрами, группирующимися в пучки. Число пучков — 5 на каждой половине створки; каждый пучок образует округленную широкую складку, достигающую лобного края; концентрическая скульптура сообщает ребрам черепицеобразный вид. Другой оригинал Давидсона (табл. I, фиг. *2*) представляет собой маленький (молодой) экземпляр; длина его ареи равна лишь 0,56 наибольшей ширины раковины; кардинальные углы округлены.

Более подробное описание индийского вида дано Ваагеном (Waagen, 1882—1885, p. 512, pl. XLV), но на характере его изменчивости этот автор также почти не останавливается. По Ваагену, «смычная комиссура обычно соответствует наибольшей ширине, иногда же немного короче ее»; вентральная арея является «довольно широкой, очень удлиненной и сильно наклоненной; иногда ее края (т. е. плечики.— *Б. Л.*) почти параллельны смычной комиссуре». Подробно описана скульптура; указывается на присутствие до 7 пучков-складок с каждой стороны, состоящих из ребер, числом до 10 в пучке. Особенно подчеркивается наличие черепичатой скульптуры, не наблюдающейся лишь на немногих потертых экземплярах. Вааген дает изображение 6 экземпляров, начиная от маленьких (молодых) до крупных, среди которых одни с вытянутыми остроугольными ушками, другие — с округленными; принадлежащий к числу первых (т. е. к остроугольным) его оригинал к фиг. 2 показывает, что в процессе роста очертание раковины почти не менялось: отношение ширины ее к

длине оставалось равным 2. Таким образом, этот экземпляр (из Читтаван) довольно значительно отличается от оригиналов Давидсона. Очертание наиболее крупного оригинала Ваагена (фиг. 6) соответствует таковому лектотипа, но арея является у него прямоугольной, а не треугольной.

В Центральном геологическом музее имени Ф. Н. Чернышева имеется до 40 экземпляров данного вида, происходящих из среднего и верхнего продуктусового известняка Соляного Кряжа. Многие из них прекрасно сохранились; среди них представлены как весьма крупные, так и мелкие (молодые) экземпляры. Они обнаруживают довольно сильную изменчивость, изучение которой позволяет пополнить наши сведения о данном виде.

Молодые экземпляры имеют в большинстве случаев небольшую треугольную вентральную арею. Длина последней менее наибольшей ширины раковины. У одного экземпляра она составляет даже только 0,25 последней. При росте раковины угол между плечиками ареи обычно сохраняется одним и тем же. При этом боковые поля вентральной створки, прилежащие к смычной комиссуре, изгибаются дорзально и входят в состав палинтропа, сохраняя или иногда утрачивая свойственную им радиальную ребристость (табл. I, фиг. *3*, *4*). Таким образом, она как бы дополняет настоящую арею, от которой отделяется обычно достаточно заметным ребрышком (плечиком). В некоторых случаях характер ареи с ростом раковины меняется: плечики ареи внезапно резко отгибаются вентрально и делаются параллельными смычной комиссуре; арея из треугольной переходит, таким образом, в прямоугольную (табл. I, фиг. *5*). У одного экземпляра наблюдалось, что первоначальный тип ареи запечатлелся на образовавшейся прямоугольной площадке в виде выступающей на ней внутренней треугольной части[1].

У экземпляра, изображенного на табл. I, фиг. *7*, раковина сильно вытянута в ширину, вероятно, более чем в 2 раза превышавшую длину; арея является у него слегка асимметричной и имеет вид весьма тупоугольного треугольника; ширина ареи раз в десять превышает ее высоту. Наиболее отличается, однако, от лектотипа экземпляр, изображенный на табл. I, фиг. *6*. Отношение наибольшей ширины раковины к длине равно у него 3 : 1; вентральная арея является совершенно прямоугольной, причем и на юных стадиях роста плечики ареи остаются параллельными смычной комиссуре. Таким образом, характер ареи соответствует здесь тому, который наблюдается у наиболее крупного оригинала Ваагена (фиг. 6), характеризующегося, однако, мало вытянутым в ширину очертанием раковины (отношение ширины к длине равно 1,6 : 1).

Этот и изображенный мной экземпляр настолько отличен от лектотипа, что, будучи найден изолированно от остальных, он был бы, вероятно, каждым палеонтологом отнесен к особому виду; однако совместно с ним из Калабах (средний продуктусовый известняк) доставлены, как мы видим, экземпляры переходного характера с прямоугольно-треугольной и даже треугольной ареей. Его следует, поэтому, выделить только в особую форму, которую можно назвать forma rectiareata f. n.

В отношении скульптуры самые оригиналы Ваагена обнаруживают значительную изменчивость резкости складок: у экземпляра, изображенного им на фиг. 2, они являются, повидимому, острыми; у оригинала к фиг. 1 они притуплены, плоски, а на фиг. 3 они и вовсе плохо заметны. То же подтверждает и изучение материала Центрального геологического музея. Экземпляр, изображенный на табл. I, фиг. *7*, обнаруживает полное отсутствие складок. Интересно подчеркнуть, как это уже указал Ваагн, что пучковатость (и складчатость. — *Б. Л.*) ослабевает или даже исчезает на более взрослых стадиях роста.

---

[1] Не смешивать со «вторичной ареей», которая наблюдается, например, на лектотипе, но не видна на оригиналах Ваагена.

Что касается внутреннего строения индийского вида, то на этот счет данные у нас почти отсутствуют. Вааген и Давидсон не могли изучить последнего. У одного экземпляра из Вурха на пришлифованной поверхности поломанной макушки мной наблюдались расходящиеся ко дну створки зубные пластины и дельтириальная пластина, при отсутствии примакушечного выполнения. Судя по другому экземпляру, дельтириальная пластина должна быть, однако, слабо развита.

Таким образом, изучение Sp. moosakhailensis по материалам из продуктусового известняка приводит к заключению, что эта форма является сильно изменчивой: во-первых, по своему очертанию (отношение ширины раковины к длине изменяется от 1,6 до 3); во-вторых, по строению ареи – от треугольной до прямоугольной (f. rectiareata) и, в-третьих, по степени выраженности и характеру складок.

Интересно сравнить эти данные с теми, которые сообщает Биде для Sp. cameratus Morton. Он дал краткое описание этого вида и наблюдающейся у него изменчивости (Beede, 1898). К сожалению, он не указывает, происходил ли его материал из одного пункта или слоя или же из отложений разных геологических возрастов, что до известной степени обесценивает его данные[1]. Из приведенной им таблицы изображений видно, что Sp. cameratus может обладать ареей с обрубленными и острыми концами (ср. pl. VI, fig. 23 and fig. 12), быть явственно треугольной или параллельно крайной (ср. pl. VI, fig. 12 and fig. 4); длина смычного края то соответствует наибольшей ширине (fig. 1), то значительно меньше ее (fig. 19, 20). Что касается пучков складчатости, то у некоторых оригиналов Биде она не уступает таковой у Sp. moosakhailensis или Sp. fasciger (ср. pl. VI, fig. 4, 12), у других складчатость и пучковатость, по крайней мере на фотографии, незаметны (fig. 6).

Заслуживает внимания, что некоторые из указанных признаков принимаются как раз в качестве родовых для рода Neospirifer, выделяемого многими авторами из состава Spirifer s. s. Геноголотипом последнего был принят Sp. fasciger, который, как я уже указал, большинством авторов синонимизируется с Sp. moosakhailensis (см. ниже); таким образом, и этот последний следует считать за типичный Neospirifer. А. и Е. Ивановы, уточняя объем этого рода, пишут, что он характеризуется ареей, имеющей обрубленные концы (Иванов А. и Е. Иванова, 1937). Это указание является совершенно неверным, и его можно объяснить лишь тем, что эти авторы вводят в родовой диагноз признаки, свойственные одному геноголотипу, за который они, вопреки правилам МЗН, принимают для Neospirifer не Sp. fasciger Keys, а Sp. tegulatus Trautsch.

Большинство авторов, не указывая этого признака, видит главное отличие Neospirifer от Spirifer в скульптурных особенностях, но авторы не проявляют при этом полной ясности в терминологии и однообразия в мнениях. Как известно, соседние ребра у некоторых Spirifer могут объединяться в отдельные пучки, возникающие в тех случаях, когда одно первоначальное ребро дихотомирует (один раз или многократно) с образованием новых ребер, которые в свою очередь могут дихотомировать (ребра 3-го порядка), и т. д. Подобная пучковатость присуща, например, некоторым Choristites (в частности Ch. pseudomosquensis Einor). Другое явление, свойственное некоторым Spirifer, состоит в одновременном появлении широких складок и ребристости. Так как каждая складка содержит определенное целое число ребер, то она, естественно, будет представлять собой также как бы один «пучок» ребер. Обычно складчатость и настоящая пучковатость сопутствуют друг другу, и складка

[1] В более новых работах североамериканских авторов не приводятся ссылки на эту работу Биде. Между тем они устанавливают несколько близких видов, которые различаются чуть ли не по геологическому возрасту только (например, Sp. triplicatus Hall).

содержит один пучок ребер, как это и имеет место у Sp. moosakhailensis; но возможна пучковатость без складчатости и, наоборот, складчатость без настоящей пучковатости, когда ребра одной складки не происходят из одного первичного ребра путем дихотомирования [например, у Sp. ravana (Dien., pl. III, fig. 1,2. Diener, 1897)].

Устанавливая род Neospirifer, автор его имел, повидимому, в виду присутствие и пучковатости и складчатости. Денбар и Кондра оба эти термины употребляют, однако, как синонимы (Dunbar and Condra, 1932). У А. и Е. Ивановых говорится о «ребрах-складках», но точное содержание этого термина остается для нас неясным[1]. Мы уже указали выше, что складчатость не является во всяком случае сколько-нибудь постоянным признаком у Sp. moosakhailensis; здесь можно скорее говорить о постоянной тенденции у данного вида к большему или меньшему ее развитию. Указанные авторы включают в состав Neospirifer и считают даже его «генотипом» Sp. tegulatus Trautsch., но сами описывают один из его вариететов (var. subrotundata), который почти лишен складок; характерно, что этот вариетет встречается в Подмосковном бассейне совместно со складчатыми представителями.

Кинг, принимающий род Neospirifer в первоначальном его объеме, не включает в его состав Sp. condor d'Orb. (King, 1930, p. 113). А. и Е. Ивановы указывают, напротив, что боливийский вид, несомненно, относится к Neospirifer (Иванов А. и Е. Иванова, 1937, стр. 54). Изучая превосходные экземпляры этого вида из Боливии (коллекция Центрального геологического комитета), можно было убедиться, что ребра у него дихотомируют, но они не обнаруживают сколько-нибудь ясных пучков — или только в юной стадии роста — и, во всяком случае, совершенно лишены складчатости. Что касается черепичатой скульптуры, поскольку и этому признаку некоторые авторы (например, А. Ротай) придают большое значение при различии Neospirifer от Spirifer s. s., то можно напомнить, что еще Ф. Чернышев указывал на совершенное отсутствие подобной скульптуры, например, у канзасских и уральских Sp. cameratus, несмотря на «совершенную сохранность экземпляров» (Чернышев, 1902, стр. 140, 142), а этот вид и Денбар, и Е. Иванова без колебаний относят к Neospirifer.

Нельзя отрицать того, что у среднекаменноугольных пермских форм, действительно, проявляется тенденция к образованию пучков и складок, однако эти последние возникают не у одного какого-либо вида и не приурочиваются ко всему комплексу форм, развивающихся из этого последнего; она проявляется одинаково резко у различных представителей, не имеющих между собой непосредственного генетического родства. В сущности говоря, так именно понимал предложенный им «род» (т. е. Neospirifer) и сам его автор: он писал об известных градационных изменениях, которые захватывают близкие друг другу виды, и объединял последние в особые «роды», оттеняя при этом своеобразность своего понимания этого термина при помощи кавычек (см. Фредерикс, 1924, стр. 6). В подтверждение развиваемой здесь точки зрения можно привести следующий пример.

В своей монографии Вааген описал новый вид Spirifer под названием Sp. marcoui Waag., встречающийся, по его указанию, в верхах нижнего и низах среднего отделов продуктусового известняка Индии. Вид этот отличается сильно вздернутыми острыми седлом и синусом. Соответственно этому раковина Sp. marcoui имеет довольно значительную толщину. Скульптура его, по Ваагену, состоит из умеренно толстых ребер,

[1] Например, у этих авторов читаем: «От нескольких складок на макушке, называемых первичными, отделяются боковые ветви, образующие от 3 до 6 пучков с каждой стороны синуса» (Иванов А. и Е. Иванова, 1937, стр. 19). В этом контексте «складка» и «ребро» представляют как бы однозначные понятия.

показывающих большей частью следы пучковатости. Ребра покрыты резкими, расположенными на различном расстоянии друг от друга линиями нарастания (Waagen, 1884, p. 510, pl. XLVII). На табл. II, фиг. *2*, дана фотография экземпляра этого вида из Амб (Соляной Кряж), уже изображенного в монографии Ф. Чернышева.

Рассматривая упомянутый выше материал Центрального геологического музея, я обнаружил, что в числе экземпляров, определенных (Нетлингом) как Sp. moosakhailensis, имеется одна раковина, вполне точно отвечающая по своему габитусу Sp. marcoui (табл. II, фиг. *1*). Она происходит из Калабах, из среднего продуктусового известняка, но отличается от оригиналов Ваагена своими очень резко выраженными острыми складками (ср. с оригиналом Ф. Чернышева из нижнего продуктусового известняка, переизображенным мной на табл. II, фиг. *2*). Эту мутацию можно выделить под названием Sp. neomarcoui sp. nov. Находки подобной формы не являются, повидимому, единичными. Так, Этеридж изображает в одной из своих статей австралийский экземпляр Sp. marcoui с хорошо выраженными пучками и складками (Etheridge, 1914, pl. 1, fig. 6).

Уже Г. Фредерикс рассматривал Sp. marcoui как другую генетическую ветвь, чем Sp. fasciger[1].

Мне удалось ознакомиться с внутренним строением уральских представителей Sp. marcoui, переданных мне М. Толстихиной. Изготовив искусственное ядро (табл. II, фиг. *3*), можно было на нем видеть, что они обладают относительно слабо расходящимися вперед невысокими зубными пластинами. Мозолистое утолщение, вероятно, совершенно отсутствовало. Мускульное поле узкого, почти копьевидного очертания ограничено спереди валиками, сходящимися на средине не под очень острым углом друг к другу. Посредине этого поля проходит едва заметный продольный валик, по сторонам которого на значительном расстоянии от макушки лежат продолговатые впечатления; все мускульное поле несет очень неясно выраженный, мало определенный орнамент. Можно отметить, что это строение имеет некоторое сходство с тем, какое изображено на одном из оригиналов Sp. fasciger у Кейзерлинга (Keyserling, 1846, Taf. VIII, Fig. 3a); оно именно и дало повод к предположению о смешении этим автором разных форм под данным им видовым названием. Описанный тип строения мускульного поля имеет мало сходства с тем, какой изображают для Sp. tegulatus Traut. Е. и А. Ивановы и автор настоящей работы (см. Иванов А. и Е. Иванова, 1937, рис. 13 на стр. 33, табл. I, фиг. 26; Лихарев, 1938, табл. III, фиг. 5). Это отличие убеждает меня в том, что Sp. marcoui, с одной стороны, и группа Sp. tegulatus—Sp. fasciger—Sp. moosakhailensis—с другой, представляют собой различные генетические ветви, в которых тенденция к образованию складок с геологическим возрастом проявляется в одинаковой степени. Складчатость указанных Spirifer представляет, таким образом, лишь известную стадию развития скульптуры тонкоребристых Spirifer, но не характеризует специально какую-либо определенную генетическую ветвь (род).

Относительно внутреннего строения упомянутого выше Sp. condor d'Orb. нам, по данным Козловского, известно, что этот вид лишен зубных пластин, что они редуцированы у него до состояния дельтириальных килей. Мозолистое утолщение у него, повидимому, очень слабо развито;

---

[1] Его схема развития складчатых верхнепалеозойских Spirifer в большей своей части, однако, совершенно ошибочна (Фредерикс, 1924, стр. 39). Мы увидим далее, что очень мало вероятно происхождение всех этих форм из Sp. striatus. Sp. notostriatus Nikitin (non Ivanova) нельзя рассматривать, как непосредственного предшественника Sp. fasciger, поскольку близкие к Sp. fasciger формы, как Sp. tegulatus, присутствуют уже в среднем карбоне. Развитие Sp. marcoui идет по пути образования пучков и складок и приводит к иной форме, чем Sp. ravana, лишенной пучков и, вероятно, принадлежащей совершенно иной генетической ветви (см. ниже). Кроме того, автор схемы не учитывал вовсе особенностей внутреннего строения упоминаемых им видов.

имеется только небольшая дельтириальная пластина. Если у Sp. moosakhailensis, как мы указали выше, мозолистое утолщение незначительно (Е. и А. Ивановы считают для Neospirifer характерным как раз обратное — см. Иванов А. и Е. Иванова, 1937, стр. 54), то у уральских Sp. cameratus Tschern. (Sp. poststriatus Nikit.) оно, напротив, очень сильно развито. Изображенный в одной из моих работ Sp. nitiensis Dien., который нужно бы, если следовать авторам, принимающим род Neospirifer, причислить к последнему, также показывает иное строение зубных пластин и мускульного поля (Лихарев, 1934, стр. 56, табл. I, фиг. 6, 7, 9).

Таким образом, к Neospirifer причисляются сейчас формы, обладающие разными морфологическими признаками и имеющие разное происхождение. Принимая более суженный диагноз, данный Е. и А. Ивановыми, пришлось бы исключить из этого рода ряд форм и в том числе крайне близкие к генотипу. На основании этих соображений я считаю введение его в синонимику нерациональным.

Выше было уже указано на различие мнений по вопросу о взаимоотношениях Sp. fasciger и Sp. moosakhailensis. Здесь следует в первую очередь отметить, однако, что, как было мной указано еще в 1934 г., большинство авторов, говоря о Sp. fasciger, имеют в виду не синтипы, а оригиналы Ф. Чернышева. Среди оригиналов Кейзерлинга только оригинал к табл. VIII, фиг. 3b может быть принят за лектотип, но он представляет собой лишь ядро спинной створки и изображен в труде Кейзерлинга в подрисованном виде. Было бы, однако, целесообразно отказаться вовсе от употребления этого видового названия, так как и этот оригинал Кейзерлинга отличается некоторыми особенностями, не повторяющимися у других экземпляров, обычно относимых к Sp. fasciger. Так, А. Иванов и Е. Иванова считают для последнего характерными: малую вздутость раковины, округленность ушков и «сильное развитие складчатости, образованной пучком ребер». Только последний из этих признаков неизменно считается характерным для Sp. fasciger, два же остальных выдвинуты в качестве характерных для этого вида только Е. и А. Ивановыми. Ф. Чернышев хотя и указывал, что округленность ушков присуща Sp. fasciger (не только «тиманским», как пишут Е. и А. Ивановы, но и уральским представителям), относит сюда же и экземпляр из Стерлитамака с остроконечными ушками, считая возможным рассматривать его, «самое большее», за особый вариетет. Относительно складчатости раковины он указывает, что и среди русских представителей некоторые экземпляры имеют пологие округленные складки. Таким образом, Sp. fasciger — так, как этот вид понимается в работе Е. и А. Ивановых, — следовало бы обозначить не Sp. fasciger, «em. Tschernyschev», как пишут эти авторы, но «em. A. Ivanow et E. Ivanowa». Если согласиться с мнением Е. и А. Ивановых, то надо пересмотреть и объем самого Sp. moosakhailensis, ибо отдельные представители, относимые к этому виду, обнаруживают, как мы видели, все наружные черты, которые эти авторы считают свойственными Sp. fasciger. Округленность ушков встречается у большинства индийских экземпляров; небольшая выпуклость створок также присуща некоторым из них (см., например, табл. I, фиг. 7 настоящей работы). Наконец, складчатость у Sp. moosakhailensis, как уже указывалось выше, испытывает большие колебания, изменяясь от слабой пологой до резко угловатой. Следует отметить, что указанные изменения происходят не коррелятивно, а независимо одно от другого.

Таким образом, если принять толкование А. Иванова и Е. Ивановой, то надо будет допустить, что Sp. fasciger присутствует и в Соляном Кряже совместно со Sp. moosakhailensis. При наличии здесь тесных переходов между обеими формами вопрос о самостоятельности этих форм как особых видов становится до известной степени условным и может решаться разными палеонтологами различно. Правда, следует подчеркнуть

еще раз, что внутреннее строение индийских экземпляров остается недостаточно изученным, и наше сравнение не может быть произведено сейчас исчерпывающим образом.

Более определенно можно высказаться, однако, против того ограничения объема вида, которое принимают Е. и А. Ивановы для Sp. fasciger. Округленность или остроконечность ушков — признак у Spirifer s. s. весьма изменчивый. Я изобразил на табл. I, фиг. 8 ядро одного экземпляра, доставленного И. Красновым из валунов (нижнепермского возраста) Большеземельской тундры; этот экземпляр, обладая всеми признаками, типичными, по Е. и А. Ивановым, для Sp. fasciger (значительная выпуклость, резкая складчатость), имеет ушки, вытянутые в остроконечия (самый кончик левого ушка у него отломан)[1].

Оригинал Ф. Чернышева к его монографии об артинских брахиоподах (Чернышев, 1888, табл. V, фиг. 4) не вполне сохранил свои очертания, но, повидимому, он также обладал скорее приостренными, а не округлыми смычными оконечностями.

Резюмируя все сказанное выше, я прихожу к заключению, что, сохраняя объем Sp. moosakhailensis так, как его принимал Вааген, следует включить в состав этого вида и Sp. fasciger в понимании его Ф. Чернышевым и Е. и А. Ивановыми. Если же стать на точку зрения последних авторов, то надо будет не только разбить вид Давидсона на несколько самостоятельных видов, но и установить еще новые виды для русских и арктических форм. Непосредственное изучение материала из одного слоя и места приводит, однако, к заключению о широкой изменчивости в пределах данной группы и заставляет рассматривать первое решение вопроса как более рациональное. Во всяком случае можно рекомендовать отказаться от названия fasciger, сделавшегося в настоящее время двусмысленным, или сохранить его только для обозначения формы, обладающей острыми складками (независимо от очертаний ареи). Эту форму в таком случае нельзя рассматривать, однако, как исходную для Sp. moosakhailensis s. s.

Подчеркиваю, однако, еще раз необходимость изучения внутреннего строения у данной группы, каковое я также произвести не мог по недостатку материала.

Палеонтологический институт
Академии Наук СССР

Поступило
22.V.1940

ЛИТЕРАТУРА

Иванов А. П. и Е. А. Иванова, Фауна брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковного бассейна (Neospirifer, Choristites), Тр. Палеозоолог. ин-та, т. VI, вып. 2, 1937.

Лихарев Б. К., Фауна пермских отложений Колымского края, Колымская геологическая экспедиция 1929—1930 гг., т. I, ч. 2, Тр. Совета по изучению производительных сил, Сер. Якутская, вып. 14, 1938.

Ліхарев Б., Матеріали до вивчення верхнекам'яновугільних брахіопод Донецького басейну, Геолог. журнал АН УССР, т. V, вып. 3, 1938.

Фредерикс Г., Уссурийский верхний палеозой, I. Brachiopoda, Материалы по геологии и полезным ископаемым Дальнего Востока (1923), № 28, 1924.

Чернышев Ф., Общая геологическая карта России, лист 139-й, Описание центральной части Урала и западного его склона, Тр. Геол. комитета, т. III, № 4, 1889.

Чернышев Ф., Верхнекаменноугольные брахиоподы Урала и Тимана, ibidem, т. XVI, № 2, вып. 1 (текст) и 2 (атлас), 1902.

Beede J. W., Variations of external appearance and internal characters of Spirifer cameratus Morton, The Kansas University Quarterly, ser. A, vol. VII, № 2, 1898.

---

[1] На табл. I, фиг. *9* изображена найденная совместно с ним вентральная створка с хорошо сохранившейся скульптурой.

Davidson T., On some Carboniferous Brachiopoda, collected in India by A. Fleming and Purdon Esq., F. G. S., The Quart. Journ. of the Geol. Soc. of Lond., vol. 18, p. 28, pl. 11, fig. 2, a—c, 1862.
Dienner C., The Permian fossils of the Productus shales of Kumaon and Gurchwall, Palaeontologia Indica, ser. IV, Himalayan Fossils, vol. 1, pt. 4, 1897.
Dunbar C. O. and G. E. Condra, Brachiopoda of the Pennsylvanian system in Nebraska, Nebraska Geol. Survey, ser. 2, bull. 5, p. 326, 1932.
Etheridge R., Jun. Western Australian Carboniferous fossils, chiefly from Mount Marmion, Lennard River, West Kimberley, Geol. surv. of West. Australia, bull. № 58, 1914.
Keyserling A., Wissenschaftliche Beobachtungen auf einer Reise in das Petschora-Land im Jahre 1843, St. Petersburg, mit einem Atlas, 1846.
King P., The geology of the Glass Mountains, Texas, Pt. II, Faunal summary and correlation on the Permian formation with description of Brachiopoda, The Univ. of Texas bull., № 3042, 1930.
Waagen W., Productus-limestone fossils: IV. Brachiopoda, Palaeontologia Indica, ser. XIII, Salt-Range fossils, vol. 1, pt. 4, 1882—1885.

BORIS K. LICHAREW. ON THE VARIABILITY OF CERTAIN CHARACTERS IN THE SPECIES *SPIRIFER MOOSAKHAILENSIS* DAVIDSON AND IN OTHER SPECIES SIMILAR TO IT AND ON THE „GENUS" *NEOSPIRIFER*

SUMMARY

Spirifer moosakhailensis Davidson has been more than once described in paleontological literature, but the opinions of different authors greatly vary in defining its synonymy.

Davidson's original (see pl. I, fig. 1), which should be considered as being the lectotype of this species, represents a large specimen with a triangular ventral area; the length of the hinge commissure equals the greatest width of the shell. The ribs are gathered into fascicles, forming gentle folds, numbering 5 on each side. In his diagnosis Waagen emphasizes particularly the presence of lamellose structure on the ribs. Among his originals some have protracted and acute-angled wings, others have them rounded. The largest of Waagen's originals corresponds in its outlines to the lectotype and has a rectangular but not triangular area.

Another of Waagen's originals (Waagen, 1884, pl. XLV, fig. 2) does not show any change with the growth of the shell: the ratio of the width to length remains equal to 2. About 40 specimens of the given species, splendidly preserved, from the Middle and Upper Productus-Limestone (Salt-Range), are kept in the Central Geological (Tschernyschew) Museum, Leningrad. These specimens show a very great variability in the structure of the area. The latter may remain triangular and of small width, the lateral sides of the ventral valve incurved dorsally, near the hinge line compose part of the palintrop, partly preserving a radial ribbing (see pl. I, figs 3—4).

Some of the specimens have the triangular area transitioning into a rectangular, the shoulders suddenly sharply recurving (see pl. I, fig. 5). The specimen represented on pl. I, fig. 7 shows the shell strongly extended in width, its area is somewhat asymmetric, having the shape of an obtuse-angled triangle with the base exceeding the height tenfold. The specimen represented on pl. I, fig. 6 differs the most from the lectotype, the first having the area parallel-sided even in the early stages of growth.

A similar specimen having though the outlines of the shell less transversely pronounced was figured by Waagen himself (Waagen, 1884, pl. XLV, fig. 6). Had it been found apart from other transitional specimens, it could have been distinguished into a special species; but having in hand the above mentioned material — the author names it, as well as the other proximate specimens — forma *rectiareata* f. n.

With regard to the ornamentation — the sharpness of folds changes also considerably; even Waagen's originals have them either acute or obtuse, or just slightly discernible. The same is confirmed in studying the material of the Leningrad Museum. The specimen represented on pl. I, fig. 7 shows a full absence of folds. Usually (as was indicated by Waagen) the folding weakens nearer to the frontal margin, or even quite disappears.

The inner structure of the Indian species has been insufficiently studied up to the present. On the polished section of the ventral beak of one specimen from Vurcha dental plates diverging at the bottom of the valve and a delthyrial plate with an absence of callosity — were observed.

In another specimen — the delthyrial plate could be only weakly developed.

Thus the species *Sp. moosakhailensis* appears as a form strongly varying in: 1) its outlines which have the ratio of width to length of the shell changing from 1, 6 to 3; 2) the shape of the area changing from being sharply triangular to rectangular; 3) the ribbing being either sharp or quite absent and 4) numbers of folds — also inconstant. The same variability may be noticed in other similar species as well; for instance in the species of *Sp. cameratus* Mort., according to Beede's work (1898).

Several of the enumerated characters are considered by some authors to be generic, and just on this ground the particular genus *Neospirifer* was distinguished.

Although A. Ivanov & H. Ivanova, in defining more accurately the compass of this genus, considered it to be characterized by the ventral area with the ends truncated — this indication is quite wrong, as well as the substitution of the genoholotype carried out by the above mentioned writers (contrary to the rules of zoological nomenclature), being certainly unsuccessfully selected by the author of this genus (see further).

The majority of authors consider the following generic character for differing *Neospirifer* from *Spirifer* as being the most important: the presence of either fascicles of ribs, or folds in the former; both these conceptions are very often insufficiently distinguished, though the fascicles may exist independently from folds and vice versa. Finally the genus *Neospirifer* is not interpreted uniformly (for instance King describes *Sp. condor* d'Orb. as being *Spirifer* s. s., whereas H. Ivanova describes the same as — *Neospirifer*).

Some authors consider the presence of lamellose ornamentation to be most typical for the latter, quite neglecting, for instance, such indications as were suggested by Tschernyschew, who affirmed that the Kanzas and Ural «*Sp. cameratus*» never show the above mentioned ornamentation, even in specimens «perfectly» preserved.

It is impossible to deny that in passing from the Middle Carboniferous deposits to the Permian one finds the *Spirifer* having a tendency for developing folds, but the last feature is not fixed stably and appears independently in different groups which are not in a proximate generic affinity. For instance, in examining the same collection of the Leningrad Geological Museum, the author succeeded in finding a specimen quite identical to that of *Sp. marcoui* Waag. having but a sharp folding. This specimen originating from the Middle Productus-Limestone of Salt-Range (Kalabagh) is represented on pl. II, fig. 1; for comparison the same table (fig. 2) shows Tschernyschew's original from Amb. Etheridge figured out a similar specimen from the Permian of Australia (Etheridge, 1914, pl. 1, fig. 6).

The author distinguishes this folded form into a particular species *Sp. neomarcoui* sp. n.

The inner structure of *Sp. marcoui* was not described by Waagen. Judging by the samples from the Urezan River (South Ural) (see pl. II, fig. 3) it may be easily distinguished from that of *Sp. fasciger* Tschern. (non Keys.) or *Sp. tegulatus* Traut. Therefore, the branch of *Sp. marcoui* *Sp. neomarcoui* should be admitted as being independent from the branch

of *Sp. tegulatus* — *Sp. moosakhailensis*, and it seems most unlikely that either one or the other have originated from *Sp. striatus* Sow. The diagram (showing the development of *Spirifer* published earlier by Fredericks 1924, S. 39) is essentially erroneous. An extensive interpretation of *Neospirifer* admitted by the majority of authors, shows that rather different *Spirifer* of diverse origin, passing through the same definite stage of development in ornamentation, would be united under the name of *Neospirifer*. In the conception of A. Ivanov & H. Ivanova the compass of *Neospirifer* corresponds sooner to that of the group but not of the subgenus or genus admitted by these authors.

The present author denotes that the limits of *Sp. fasciger* Keys. are rather diffuse, if one should base on the data given by the author of this species. The notion of the latter given by A. Ivanov & H. Ivanova does not result from practical data and appears quite arbitrary.

The angular structure of folds is usually considered to be typical for *Sp. fasciger* contrary to the rounded folds of *Sp. moosakhailensis*, however among the Indian samples of the latter — occur also specimens with acute crest of the folds.

Acute-angled wings in *Sp. fasciger* occur frequently and there is no reason for distinguishing such specimens into a particular species; such a parcellation of the species carried out systematically should finally lead to an establishment of a great number of species among *Spirifer* s. s., the systematic importance of which seems to be very doubtful. In uniting the species of *Sp. fasciger* with that of *Sp. moosakhailensis* — priority should be given to the former name, unfortunately it has been strongly compromised by an imperfect preservation of the type material, its heterogeneity and absence of the holotype.

ТАБЛИЦА I

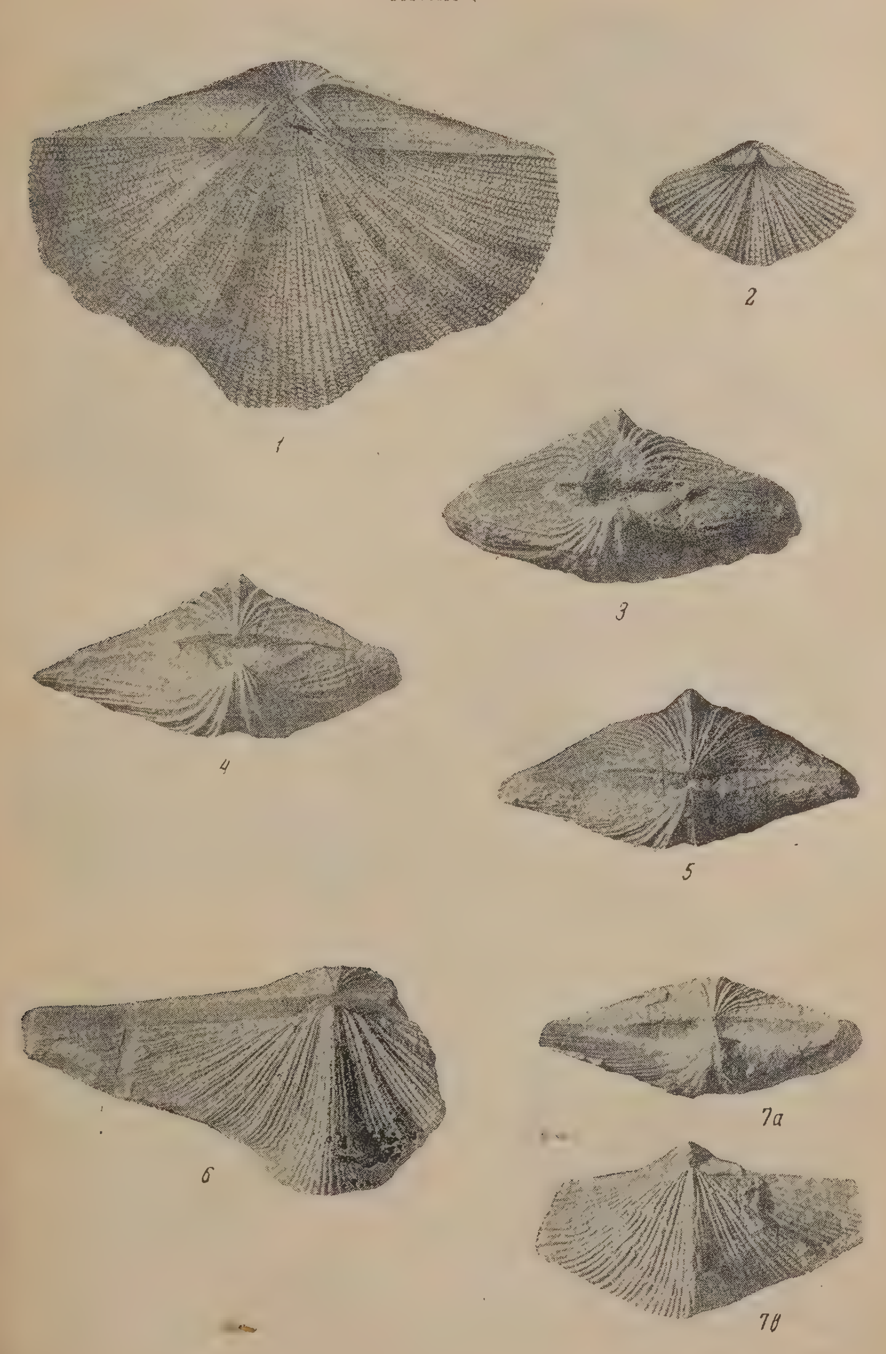
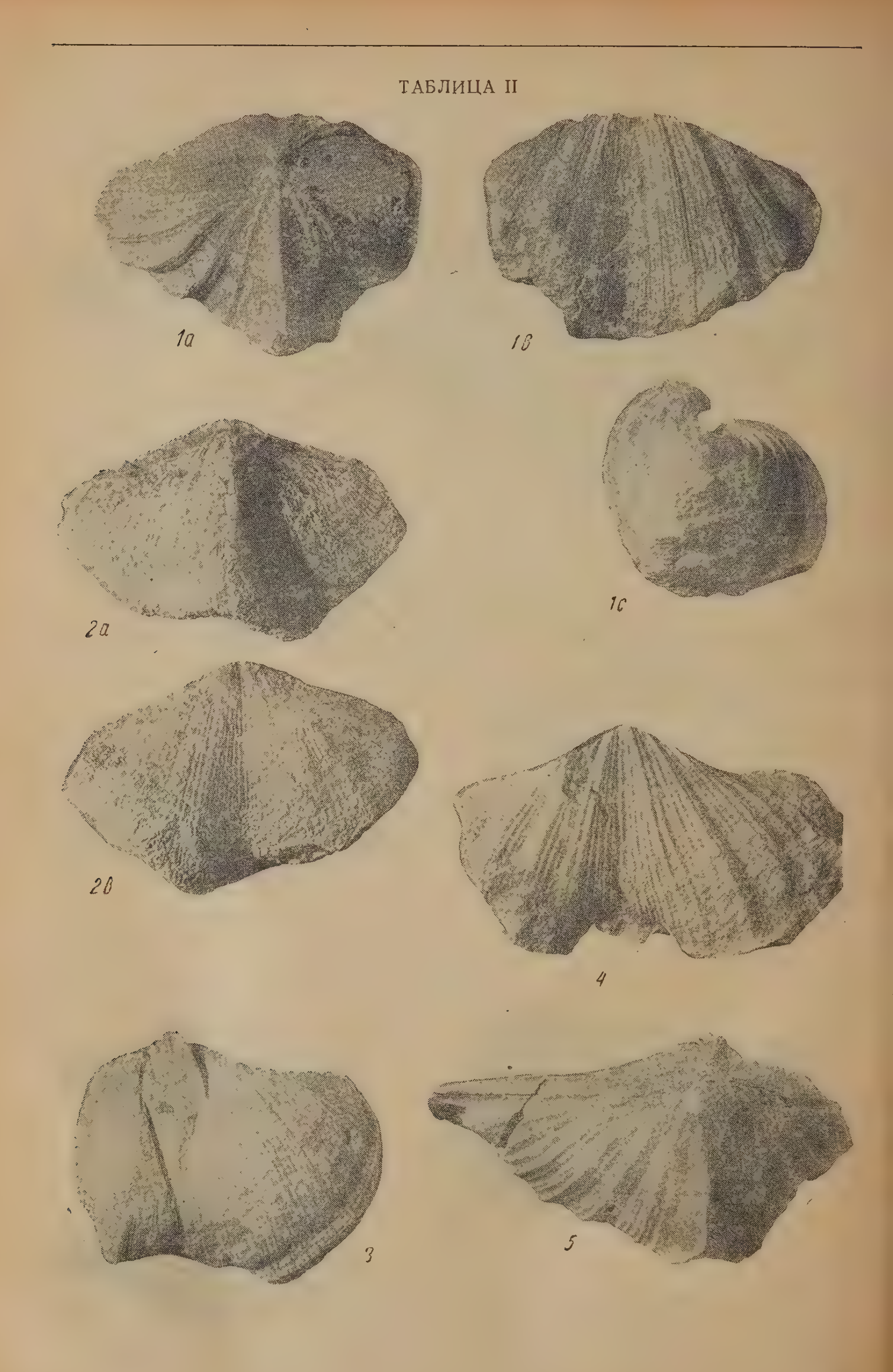


ТАБЛИЦА II



*ОБЪЯСНЕНИЕ К ТАБЛИЦАМ **
*EXPLANATION OF PLATES **

ТАБЛИЦА I
PLATE I

Фиг. 1. Spirifer moosakhailensis Davidson. Лектотип. Из Davidson, 1862. On some Carbon. Brach. collected in India, pl. IV, fig. 2a

Fig. 1. Spirifer moosakhailensis Davidson. Lectotype. From Davidson, 1862. On some Carbon. Brach. collected in India, pl. IV, fig. 2a

Фиг. 2. Idem. Молодой экземпляр с коротким смычным краем. Из Davidson, 1862. Ibidem, pl. II, fig. 2c

Fig. 2. Idem. Young specimen with a short hinge line. From Davidson, 1862. Ibidem, pl. II, fig. 2c

Фиг. 3 и 4. Idem. Вид сзади. Экземпляры с короткой треугольной вентральной ареей; часть палинтропа, прилегающая к арее с радиальной скульптурой. Соляной Кряж. Калабах. Средний продуктусовый известняк. Коллекция Центрального геологоразведочного музея в Ленинграде. № 1/5969

Figs 3 and 4. Idem. Back view. Specimens with a short triangular ventral area; part of the palintrop adjoins the area radially ornamented. Salt-Range. Kalabagh. The Middle Productus-Limestone. Collection of the Central. Geological Museum in Leningrad. № 1/5969

Фиг. 5. Idem. Вид сзади. Треугольная вентральная арея, переходящая в параллельно-крайную. То же местонахождение. Та же коллекция. № 2/5969

Fig. 5. Idem. Back view. Triangular ventral area passing into a rectangular. Same locality. Same collection. № 2/5969

Фиг. 6. Idem. Forma rectiareata f. n. Экземпляр, вытянутый по смычному краю. То же месторождение. Та же коллекция. № 3/5969

Fig. 6. Idem. Forma rectiareata f. n. Specimen extended along the hinge line. Same locality. Same collection. № 3/5969

Фиг. 7. Idem. Экземпляр, лишенный складок; арея треугольная, приближающаяся к параллельно-крайной. То же месторождение. Та же коллекция. № 4/5969

Fig. 7. Specimen derived of folds: area triangular, approximating a rectangular. Same locality. Same collection. № 4/5969

ТАБЛИЦА II
PLATE II

Фиг. 1. Spirifer neomarcoui sp. n. Голотип. Соляной Кряж. Калабах. Средний продуктусовый известняк. Коллекция Центрального геологоразведочного музея в Ленинграде. № 6/5969

Fig. 1. Spirifer neomarcoui sp. n. Holotype. Salt-Range. Kalabagh. Middle Productus-Limestone. Collection of the Central Geological Museum. Leningrad. № 6/5969

Фиг. 2. Spirifer marcoui Waagen. Оригинал Ф. Чернышева. См. Чернышев Ф. 1902. Верхнекаменноугольные брахиоподы Урала и Тимана; стр. 145, рис. 47. Соляной Кряж. Амб. Нижний продуктусовый известняк. Тот же музей. № 1153/303

Fig. 2. Spirifer marcoui Waagen. Tschernyschew's original (See Tschernyschew. Die obercarbonischen Brachiopoden des Ural und des Timan, p. 145, fig. 47). Salt-Range. Lower Productus-Limestone. Same Museum. № 1153/303

Фиг. 3. Idem. Искусственно приготовленное ядро; вентральный вид; см. строение мускульного поля! Верхний карбон? Р. Юрезань. Коллекция М. Толстихиной. № 7/5969

Fig. 3. Idem. Cast artificially prepared; ventral view (see structure of the muscular field). Upper Carboniferous? The Urezan River. M. Tolstikhina's collection. № 7/5969

Фиг. 4—5. Idem. (-Spirifer fasciger Tschernyschew). 8-ядро. Валун (нижней перми?) из Большеземельской тундры. Коллекция И. Краснова. № 5/5969

Figs 4 and 5. Idem. (-Spirifer fasciger Tschernyschew) Cast. Boulder (Lower Permian?) from the Bolshezemelskaya tundra. J. Krassnov's collection. № 5/5969

---

* Оригиналы хранятся в Центральном научном геологоразведочном музее им. Ф. Н. Чернышева под № 5969.

* The Originals are kept in the Central Geological (Th. Tschernyschew) Museum, Leningrad, under the № 5969.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1—2, 1942 Classe des sciences biologiques

Б. К. ЛИХАРЕВ

ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ ВНУТРЕННЕГО СТРОЕНИЯ ВЕНТРАЛЬНОЙ СТВОРКИ У SPIRIFER (LICHAREWIA) RUGULATUS KUTORGA

(*Представлено академиком* **А. А. Борисяком**)

Изменчивость внутренних признаков у брахиопод вообще мало изучена. Однако в последнее время этим признакам придается часто очень крупное значение, и некоторые роды выделяются исключительно на основании известных отличий какого-либо одного признака (например, отсутствие или присутствие зубных пластин, цельность или разделенность замочной пластины и т. п.). Возможность изучения внутренних признаков на большом числе экземпляров если и не исключена, то требует затраты исключительно большого времени на препарировку. Одной из партий Центрального геологоразведочного музея в Ленинграде было доставлено из Куйбышевской области с р. Сок (дер. Камышла) огромное число вентральных створок Spirifer (Licharewia) rugulatus Kut. Вид этот неоднократно описывался и, в частности, из этого же пункта он был подробно описан и прекрасно изображен в монографии А. Нечаева (1911). Главный интерес собранной коллекции заключается, однако, в том, что указанные створки являются почти отпрепарированными изнутри уже в естественных условиях. К сожалению, передние и боковые части створок, как более тонкие, почти у всех экземпляров являются обломанными. Сохраняются макушечная часть, арея и прилежащая к ней задняя половина створки с зубными пластинами и мускульным полем. Тем не менее, можно быть вполне уверенным, что мы имеем здесь дело с одним видом, именно со Sp. rugulatus, поскольку встречающиеся совместно с этим видом в других обнажениях Sp. stuckenbergi Netsch. и Sp. sockensis Netsch. можно было бы различить уже и по сохранившимся наружным признакам.

Поэтому имеющийся материал, состоящий из нескольких сотен вентральных створок, мы можем считать однородным в видовом отношении.

Внутреннее строение Sp. rugulatus было описано А. Нечаевым (1911), который отмечает только значительное развитие продольного валика на вентральном мускульном поле у некоторых экземпляров. Отчасти касается его и М. Мирчинк (1935).

Вообще Spirifer rugulatus имеет хорошо развитую, умеренно высокую арею, всегда слабо вогнутую и прорезанную широким дельтирием, занимающим около $^1/_3$ всей ее поверхности; угол его при вершине немного более 60°. Арея покрыта тонкой вертикальной штриховкой, заметной лишь в лупу. Горизонтальные линии на арее, особенно некоторые из них, более резки.

М. Янишевский высказал мнение, что вертикальные штрихи на арее Spirifer могли служить для принятия связки, располагавшейся поверх ареи (Янишевский, 1935, стр. 21, 22); однако присутствие такой связки у ископаемых брахиопод мало вероятно, поскольку самое строение кардиналия и мускулов делало присутствие ее излишней. Бороздки на арее связаны

скорее, как это уже принималось и ранее, с зубчатостью смычного края, которая, как известно, была особенно развита у более древних брахиопод.

У огромного большинства изученных мной экземпляров дельтирий является открытым и по его краям наблюдается узкий уступчик, расширяющийся к смычной комиссуре и ограниченный изнутри внутренней поверхностью зубной пластины (см. табл., фиг. *3, 7*). Сравнительно редки экземпляры, сохранившие псевдодельтидий в виде выпуклой пластины с дугообразно вогнутым передним краем (см. табл., фиг. *4, 9*), покрывающей вершину дельтирия и даже до $^1/_3 - ^1/_2$ его поверхности и снабженной узкими боковыми отростками, которые и ложатся на вышеупомянутый уступчик. Шов между поверхностью ареи и псевдодельтидием является всегда резким, и самый псевдодельтидий отличается от нее своей окраской и микроскульптурой, обнаруживая довольно неясно выраженное концентрическое строение. Вероятно, отсутствие псевдодельтидия является лишь результатом неполной сохранности; когда он присутствует, он показывает разные стадии развития; когда он мало развит, он прикрывает самую заднюю часть дельтирия и не имеет боковых ветвей или последние очень коротки; если он, напротив, хорошо развит, то закрывает всю заднюю половину дельтирия, а его боковые ветви протягиваются почти до смычного края.

Встречаются экземпляры, у которых имеются только узкие дельтириальные пластины, иногда только на одной стороне дельтирия.

Хотя линии нарастания на псевдодельтидии выражены всегда недостаточно ясно, все же можно скорее наблюдать, что нарастание его происходит в направлении сзади наперед, параллельно переднему его краю. Вероятно, в том же направлении происходит рост и дельтириальных пластин (а не навстречу друг другу).

Апикальная полость вентральной створки выполнена у Sp. rugulatus известковым мозолистым образованием (callosity). Последнее развито решительно у всех имеющихся у меня экземпляров, однако в несколько различной степени и иногда даже на одной стороне сильнее, чем на другой. Это выполнение занимает пространство как дельтириальной, так и двух боковых полостей. Зубные пластины как бы утоплены в веществе выполнения (см. табл., фиг. *10* и *11*) и обнаруживаются независимо от него лишь в своей дорзальной и передней частях. Они всегда присутствуют, и передние их ветви охватывают с боков мускульное поле; задние ветви продолжаются вдоль дельтирия и поддерживают зубы.

Передние ветви обычно несколько расходятся вперед; они следуют иногда параллельно друг другу (табл., фиг. *4, 5, 9*) или, напротив, очень сильно расходятся, образуя друг с другом угол в 45° и даже до 90° (табл., фиг. *1*). У некоторых экземпляров передние концы этих ветвей несколько загибаются внутрь. Плоскость, в которой лежат передние ветви пластин, немного наклонена ко дну створки; поэтому у более мелких (молодых) раковин расстояние между этими частями зубных пластин является несколько меньшим; но, сравнивая экземпляры даже одинаковой величины, можно убедиться, что это расстояние не является постоянным. Самая длина передних ветвей несколько изменчива; иногда пластины доходят до переднего края мускульного поля, иногда оканчиваются, не доходя до него (см. табл., фиг. *6*); во втором случае они обычно являются низкими.

Задняя ветвь пластин образует с плоскостью ареи прямой угол и ограничивает дельтириальную полость. Боковая (наружная) сторона пластин, ограничивающая боковые полости, является то вогнутой, то выпуклой. Зуб, которым оканчивается эта ветвь, полностью не сохранился ни у одного из имеющихся экземпляров.

Наибольшее разнообразие наблюдается в ограничении мозолистого выполнения, занимающего пространство между задними ветвями зубных пластин, т. е. в дельтириальной полости.

Поверхность, которой ограничено это выполнение, со стороны ареи располагается обычно несколько ниже (вентральнее) последней; лишь в очень редких случаях она как бы выпячивается наружу, располагаясь тогда непосредственно под псевдодельтирием (см. табл., фиг. *9*). Обычно дорзальные ветви зубных пластин являются утолщенными на внутренней стороне, обращенной к дельтириальной полости, причем вздутия левой и правой пластин сливаются друг с другом в плоскости симметрии створки. Получается, таким образом, одна общая поверхность, ограничения которой крутым уступом спускаются впереди к мускульному полю, образуя неглубокую полость. Чем сильнее выполнение, тем резче выражен указанный изгиб.

Иногда боковые вздутия развиты очень слабо; в таком случае между ними образуется глубокий жолоб. В этом случае указанного выше перегиба поверхности выполнения не имеется вовсе (см. табл., фиг. *5*). Зубные пластины оказываются здесь слитыми вместе только в самой вершине апикальной полости. Обычно боковые утолщения проявляются при разглядывании их со стороны дельтирия в виде валиков, отделенных друг от друга узкой бороздкой (см. табл., фиг. *6*); один из этих валиков может быть выражен сильнее другого и как бы оттеснять его в сторону (см. табл., фиг. *8*). Указанные валики могут, с другой стороны, сливаться друг с другом; в таком случае указанная борозда уже не достигает вершины дельтирия (см. табл., фиг. *2*). Иногда происходит и полное слияние обеих половин с образованием одной общей поверхности, являющейся равномерно вогнутой (см. табл., фиг. *3*) или обнаруживающей срединную выпуклость (см. табл., фиг. *7*). На таблице, фиг. *9*, изображен экземпляр, на котором выполнение является гипертрофированным.

Как известно, Sp. rugulatus Kut. сближается многими авторами со Sp. curvirostris Vern. и даже отождествляется некоторыми с последним. У Sp. curvirostris макушечное выполнение отсутствует, и вершина дельтирия обнаруживает только присутствие довольно тонкой, так называемой дельтириальной, пластины, развитой в вершине дельтириальной полости, несколько ниже (вентральнее). На табл. фиг. *12* представлено подобное строение для Sp. vaengaensis Lich., вида, очень близкого к Sp. curvirostris. Если выполнение дельтириальной полости, благодаря отложению мозолистого вещества, идет со всех сторон последней, т. е. со стороны дна створки внутренних сторон зубных пластин и дельтириальной пластины, то может произойти полное заполнение означенной полости, причем линии нарастания будут располагаться концентрически вокруг пространства, ограниченного указанными образованиями. Подобная картина строения наблюдается у верхнедевонских представителей подрода Cyrtospirifer. На сделанных мной пришлифовках Sp. rugulatus строение примакушечной части имеет несколько иной вид. Зубные пластины здесь резко не выделяются в виде прямых линий; контуры их расплываются на общем фоне разреза раковины, и линии нарастания, следуя им параллельно, кажутся непосредственно соприкасающимися по средней линии (см. табл., фиг. *10*). Напомню здесь, что поверхность выполнения, если ограничиться рассмотрением ближайшей к вершине дельтирия ее частью, не является обычно плоской и мало напоминает плоскую поверхность дельтириальной пластины. Поэтому представляется вероятным, что выполнение нельзя рассматривать у Spirifer rugulatus как непосредственно отложившееся на дорзальной внутренней стороне дельтириальной пластины. Должен оговориться, однако, что единичные шлифы обнаружили несколько отличную картину, именно прохождение линии пересечения не перпендикулярно к наружной поверхности выполнения, а параллельно последней. В этом случае создается впечатление, что нормально развитая дельтириальная пластина, действительно, существовала (см. табл., фиг. *11*) и что заполнение примакушечной полости происходило так, как это имеет

место у представителей Cyrtospirifer. Следует отметить, что величина дельтириальной пластины подвержена у различных видов Spirifer довольно значительным колебаниям. Поэтому можно было бы предположить, что вообще разрезы, ближайшие к макушке, дают картину, отличную от более от нее удаленных. Однако случай, указанный выше, наблюдался на разрезе, проведенном как раз достаточно далеко от макушки.

Весьма точную картину внутреннего строения Sp. rugulatus изображает на серии зарисовок разрезов вентральной макушки Харрингтон (Harrington, 1939, fig. 3) на основании изучения экземпляра, происходящего из дер. Камышлы. Этот автор пришел также к заключению, что у данного вида дельтириальная пластина отсутствует. Мне непонятно, однако, почему он считает возможным относить этот вид к подроду Brachythyris.

Вентральное мускульное поле у Sp. rugulatus ограничено с боков зубными пластинами; спереди оно или ясно не отделено, или также ограничено очень слабо выраженным валиком. Створка в области мускульного поля является тонкой. В задней части мускульного поля наблюдается обычно утолщение, которое кончается впереди приблизительно на середине поля. Иногда это утолщение отсутствует, и поле покрыто более или менее ясными продольными струйками (см. табл., фиг. *9*). Обычно утолщение, предназначенное для принятия аддукторов, имеет продольно вытянутый вид. Строение его очень разнообразно; часто на переднем конце оно разделено продольным желобком, и его окончание имеет вид маленьких сосков (см. табл., фиг. *5*); на таблице, фиг. *8*, можно видеть несколько иную фигуру ограничения аддукторного вздутия. У экземпляра, изображенного на таблице, фиг. *2*, утолщение очень сильно развито и оканчивается высоким толстым валиком. В коллекции имелось и небольшое число экземпляров с еще более сильным развитием этого вздутия, но они были, к сожалению, утрачены. Это разнообразие строения впечатления аддукторов совершенно лишает этот признак какого-либо систематического значения. Что касается овариальных впечатлений, то последние в виде неправильных мелких ямок наблюдались по бокам от зубных пластин лишь у некоторых экземпляров (см. табл., фиг. *4*).

Изучение внутреннего строения у Spirifer rugulatus показывает, таким образом, что имеются некоторые признаки, остающиеся более или менее постоянными для всех, по крайней мере изученных, экземпляров, например характер мозолистого выполнения, присутствие зубных пластин, общая конфигурация мускульного поля; но в отдельных деталях все эти признаки очень сильно меняются, и, вероятно, отдельные экземпляры с подобными отличиями могли бы быть легко отнесены к разным видам, если бы они были встречены каждый в отдельности.

Интересно отметить, что тот же тип внутреннего строения вентральной створки обнаруживает и Sp. (Licharewia) grewingki Netsch., как об этом можно судить по некоторым прекрасно отпрепарированным экземплярам, доставленным мною из цехштейна гор. Пинеги. Два приведенных на таблице изображения (фиг. *13* и *14*) показывают, что угол, образованный передними ветвями зубных пластин, несколько непостоянен: так, у экземпляра, изображенного на фиг. *14*, он равен 40°, а у экземпляра фиг. *13* равен 50°. Первый из этих экземпляров обнаруживает выпуклую поверхность дельтириального выполнения, отделенного от краев зубных пластин глубокими желобками. Строение мускульного поля, — именно впечатление аддукторов, — хорошо видно на изображениях и соответствует тому, что описано выше для Sp. rugulatus.

Палеонтологический институт
Академии Наук СССР

Поступило
22.V.1940

ЛИТЕРАТУРА

Мирчинк М., Некоторые новые данные по изучению спириферового горизонта казанского яруса и развитию групп Spirifer rugulatus Kut. и Spirifer schrenki Keys., Бюллетень Моск. об-ва исп. природы, отд. геологии, т. XIII, вып. 3, 1935.

Нечаев А., Фауна пермских отложений востока и крайнего севера Европейской России, вып. 1, Brachiopoda, Тр. Геол. комитета, нов. сер., вып. 61, 1911.

Янишевский М. Э., О некоторых особенностях раковин спириферид, Ежегодн. Русск. палеонтол. об-ва (1931—1933), т. X, 1935.

Harrington H., El aparata apical de Spirifer verneuilli, Sp. leoncitensis y Sp. rugulatus etc., Notas de Museo de la Plata, T. IV, Paleontologia, № 17, 1939.

BORIS K. LICHAREW. ON THE VARIABILITY OF THE INNER STRUCTURE OF THE VENTRAL VALVE OF *SPIRIFER (LICHAREWIA) RUGULATUS* KUTORGA

SUMMARY

The author had several hundred specimens of ventral valves of *Spirifer (Licharewia) rugulatus* Kutorga at his disposal, obtained from the lower part of the Kazanian, from the Sok River (Kuibyshev Region).

The inner side of these specimens was nearly quite «prepared» in natural conditions.

Thus, the above mentioned material permitted one of studying the variability of the inner characters of the given species, mainly with regard to: 1) the structure of dental plates; 2) apical callosity and 3) structure of the muscular field.

The dental plates are always distinctly developed, seeming to be sunken in the callosity. Their anterior branches embrace the muscular field from the sides and the posterior branches continue along the margins of the delthyrium. The anterior branches usually diverge somewhat forward, but sometimes they are either parallel to each other (pl., figs 4, 5—9) or, on the contrary, diverge very strongly, forming an angle of about 45°, or even 90° (pl., fig. 1). The length of these branches somewhat differs; sometimes the plates reach the anterior margin of the muscular field, but now and then they end not reaching the latter and in this case are usually weakly developed in height. The distance between them is also subjected to considerable fluctuations (see pl., figs. 3, 5 etc.).

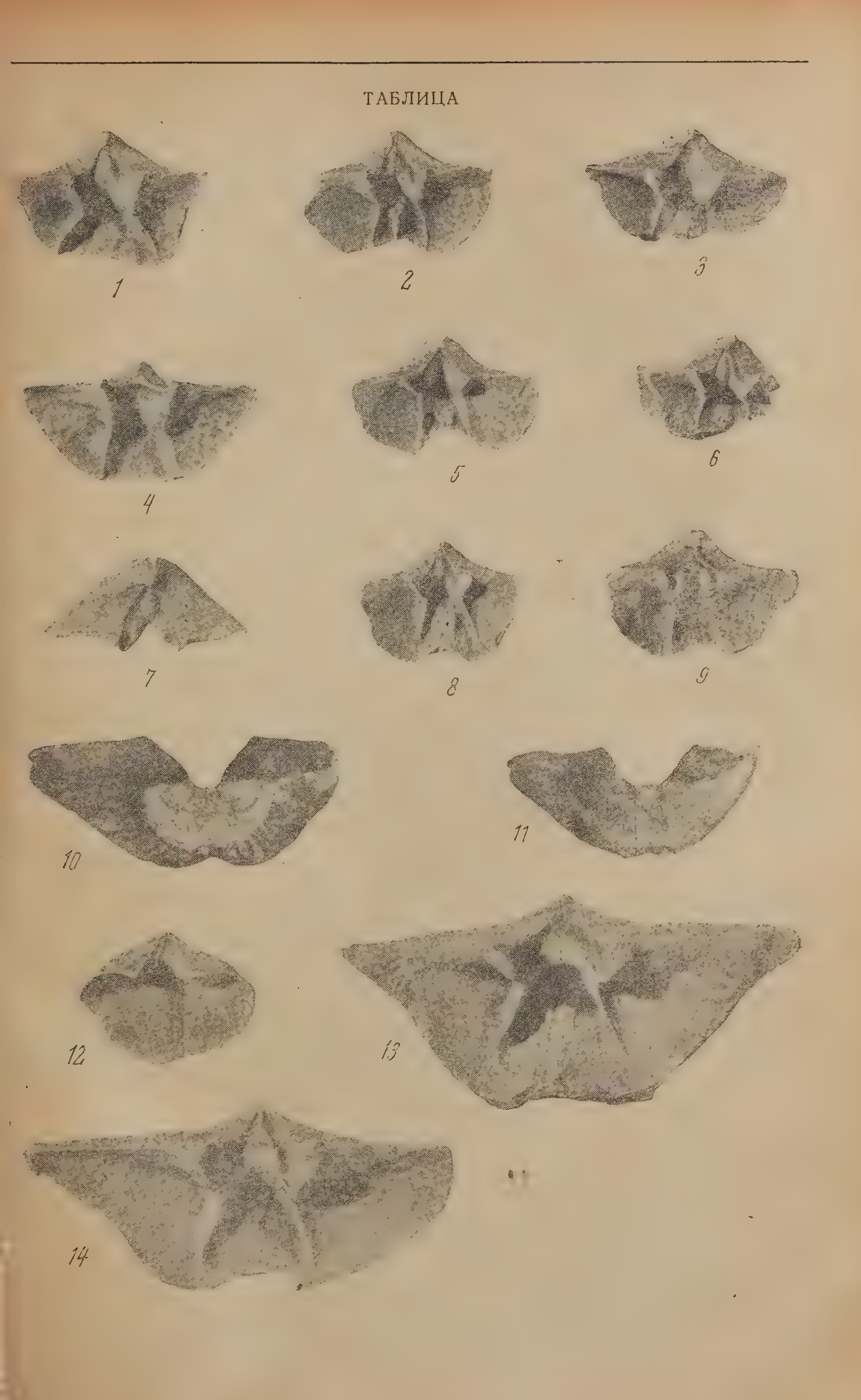
The variability is noticeable the most in the character of callosity, especially on the surface delimiting it from the side of the delthyrial cavity. In the section along the plane of the valve symmetry — the surface of the callosity, depending from its development, forms with the surface of the muscular field either a distinct reentrant angle, or a very mild curve (for instance, see pl., fig. 5).

The surface of the callosity in the first case represents two convexities joining at the bottom of the valve divided by a deep fissure (pl., fig. 5); the second case shows this surface lying nearer to the surface of the area, or even immediately under the pseudodelthydium (pl., fig. 9); it may be subdivided by a medial groove into two ridges (pl., fig. 5), one of which may be developed more strongly than the other, seeming to push it aside (pl., fig. 8); fig. 7 on the plate shows the surface of the callosity with a median tubercule, occurring exceedingly seldom.

The transverse polished sections of the beak of the ventral valve do not show distinctly the structure of the callosity, however a regular concentric structure in the delthyrial cavity is usually unobserved, typical, for instance, in the Devonian *Cyrtospirifer* (see pl , fig. 10). Only in one of the specimens (pl., fig. 11) there was observed something, reminding one the section of a delthyrial plate.

Figs 1—9 on the plate give a full idea of the variability in the structure of the muscular field. The median longitudinal thickening is sometimes developed in the shape of a septum irregulary thickened.

ТАБЛИЦА



ОБЪЯСНЕНИЕ К ТАБЛИЦЕ
EXPLANATION OF PLATE

Фиг. 1—2. Spirifer (Licharewia) rugulatus Kutorga
Figs. 1—2. Spirifer (Licharewia) rugulatus Kutorga

Фиг. 1. Зубные пластины сильно расходятся; мозолистое утолщение очень развито; сильно утолщенное впечатление аддукторов. № 19/5969

Fig. 1. Dental plates widely diverging; callosity strongly developed; adductor impression strongly thickened. № 19/5969

Фиг. 2. Мозолистое утолщение и утолщение впечатлений аддукторов сильно развито. № 20/5969

Fig. 2. Callosity and adductor impressions strongly developed. № 20/5969

Фиг. 3. Поверхность мозолистого утолщения в дельтириальной полости вогнутая; зубные пластины широко расставлены. № 21/5969

Fig. 3. Surface of callosity in the delthyrial cavity concave; dental plates widely apart. № 21/5969

Фиг. 4. Сохранился псевдодельтидий; мозолистое выполнение в боковых камерах сильно развито; зубные пластины широко расставлены и субпараллельны; видны овариальные впечатления; впечатление аддукторов не обособлено. № 22/5969

Fig. 4. Pseudodelthidium preserved; callosity strongly developed in lateral chambers; dental plates widely apart and subparallel; ovarious impressions observed; adductor impressions not differentiated. № 22/5969

Фиг. 5. Мозолистое выполнение дельтириальной полости слабо развито и разделено на две части глубоким клинообразным вырезом; зубные пластины субпараллельны. № 23/5969

Fig. 5. Callosity of the delthyrial cavity weakly developed and subdivided into two parts by a deep wedge-like notch; dental plates subparallel. № 23/5969

Фиг. 6. Мозолистое выполнение дельтириальной камеры разделено узкой срединной бороздой; зубные пластины слабо развиты. № 24/5969

Fig. 6. Callosity of the dethyrial chamber divided by a narrow median groove; dental plates weakly developed. № 24/5969

Фиг. 7. Редко наблюдающееся строение поверхности сильно развитого мозолистого выполнения. № 25/5969

Fig. 7. Rarely observed structure of surface of callosity strongly developed. № 25/5969

Фиг. 8. Зубные пластины в типичном развитии; мозолистое выполнение развито в дельтириальной полости асимметрично. № 26/5969

Fig. 8. Dental plates typically developed; callosity of the delthyrial cavity developed asymmetrically. № 26/5969

Фиг. 9. Мозолистое выполнение, особенно в дельтириальной полости, сильно развито, и его поверхность лежит непосредственно под псевдодельтидием; зубные пластины сближены и субпараллельны. № 27/5969

Fig. 9. Callosity strongly developed, particularly in the delthyrial cavity; its surface lies immediately under the pseudodelthidium; dental plates closely set and subparallel. № 27/5969

The lower Kazanian. The Sok River, Kamyshla village. Collection of the Central Geological (Tschernyschew Museum in Leningrad

Фиг. 10. Пришлифовка вентральной макушки; обычный тип. × 2. № 28/5969

Fig. 10. The polished section of the ventral beak; common type. × 2. № 28/5969

Фиг. 11. Пришлифовка вентральной макушки: виден тонкий обособленный слой, ограничивающий мозолистое выполнение в дельтириальной полости. × 2. № 29/5969

Все из нижнего подъяруса казанского яруса. Р. Сок, дер. Камышла. Коллекция Центрального геолого-разведочного музея в Ленинграде

Fig. 11. The polished section of the ventral beak; a thin differented layer can be seen, bounding the callosity of the delthyrial cavity. × 2. № 29/5969

Both from the lower Kazanian. The river Sok, Kamyshla village. Collection of the Central Geological (Tschernyschew) Museum in Leningrad

Фиг. 12. Spirifer vaengaensis Licharew. Вентральная створка изнутри. Казанский ярус. Р. Сев. Двина, при устье р. Ваенги. Коллекция Б. Лихарева. № 30/5969

Fig. 12. Spirifer vaengaensis Licharew. Ventral valve from inside. Kazanian. The North Dvina at the mouth of the river Waenga. Licharew's collection. № 30/5969

Фиг. 13 и 14. Spirifer grevingki Netschajew. Казанский ярус. Р. Пинега, устье р. Ежуги. Коллекция Б. Лихарева. № 8, 9/5969

Figs 13 and 14. Spirifer grevingki Netschajew. Kazanian. The river Pinega, the mouth of the river Eshuga. Licharew's collection. № 8, 9/5969

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÈMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1—2, 1942 Classe des sciences biologiques

С. В. СЕМИХАТОВА

НЕКОТОРЫЕ СПИРИФЕРИДЫ НИЖНЕГО КАРБОНА

(*Представлено академиком* А. А. Борисяком)

I. Спириферы тульской толщи

Геологический возраст тульской толщи (C_1^t) еще нельзя считать установленным. Сделать это можно будет только тогда, когда все группы организмов, встречающихся в этой толще, будут детально изучены.

Тульская толща не богата спириферидами; они встречаются в большом числе экземпляров только в известняках у с. Усты, Западной обл. В глинах этой толщи они местами довольно обильны, но лишь редко могут быть получены из породы в достаточно полной сохранности. Все же в коллекции спириферы тульской толщи представлены почти сотней экземпляров. Эти спириферы весьма однообразны; подавляющее большинство их принадлежит одной группе. Имеются следующие формы: Spirifer ustyensis sp. n., Sp. ustyensis var. vulgaris sp. et var. n., Sp. ustyensis var. rotundata sp. et var. n., Sp. sp., Sp. (Brachythyris) ovalis Phill.

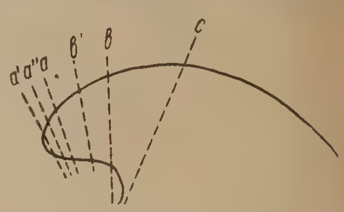
Рассматриваемая фауна обособлена от фауны вышележащих толщ окской свиты; названные виды известны в подмосковном карбоне только из тульской толщи; Sp. ovalis, распространенный в Западной Европе в визейских отложениях, в Подмосковном бассейне не встречен пока вне тульской толщи; особенно распространенная в ней группа Sp. ustyensis не поднимается в вышележащие слои. Формы, по внешним признакам очень близкие к этой группе, описаны из турнейских отложений Подмосковного и Кузнецкого бассейнов.

Известняки окрестностей с. Усты, по характеру остальной содержащейся в них фауны несколько отличающиеся от глин тульской толщи, содержат те же виды спириферов, что и эти глины; для них характерна та же группа Sp. ustyensis, которая господствует среди спириферид и в этих глинах. Отнесение этих известняков к тульской толще (Ильина) вполне подтверждается фауной спириферид.

Группа Spirifer ustyensis sp. n.

Характерные черты группы Spirifer ustyensis — очень тонкостенная раковина с маловыпуклыми обеими створками и с тонкими, сжатыми, плоскими или округленно-плоскими ребрами, разделенными узкими, глубоко врезанными бороздками. Ребра в большей или меньшей степени ветвятся. Внутреннее строение макушечной части брюшной створки принадлежит особому типу, редкому в надугленосной нижнекаменноугольной толще; этот тип характеризуется особенной тонкостью зубных пластин и присутствием дельтириальной пластины. Для выяснения внутреннего строения мной применялась методика, изложенная в более ранних моих работах (Семихатова, 1934). Шлифы и пришлифовки делались в плоско-

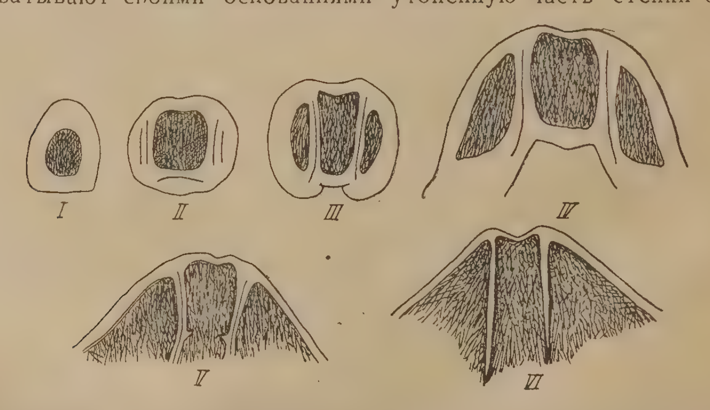
стях, указанных на фиг. 1*. В самом кончике макушки элементы внутреннего строения не развиты. Вторичное утолщение стенок створки у экземпляров этой группы не наблюдалось. На первых разрезах конца макушки обнаруживаются тонкие стенки створки, и лишенная элементов внутреннего строения округленная полость обычно вытянута немного в высоту. Немного дальше от конца макушки эта полость теряет свои округленные очертания, и по ее боковым сторонам намечаются, вначале слитые со стенкой створки, зубные пластины. Повидимому, одновременно с ними закладывается дельтириальная пластина, также вначале слитая со стенкой створки. На дальнейших разрезах обнаруживается постепенное отхождение элементов внутреннего строения от стенки створки. В плоскости b^{I}, т. е. в расстоянии 2,5—3 мм от конца макушки, тонкие зубные пластины отделены от стенок створки и одна от другой пустым пространством, заполненным породой. Стенка створки, лежащая между их основаниями, образует выгиб в сторону внутренней полости створки в соответствии с западиной синуса. Септальные образования не наблюдаются ни на одном сечении макушечной части. В плоскости b^{I} дельтириальная пластина изогнута своими концами по направлению к зубным пластинам и в этой плоскости отделена от стенки створки. В плоскости ареи она обычно вполне развита, а на разрезах, лежащих кпереди от ареи, постепенно исчезает; сначала на шлифах пропадает ее средняя часть, а затем ее концы, прилегающие к зубным пластинам, что говорит о том, что она имеет серпообразно изогнутую форму и обращена вогнутой стороной к передней части створки (фиг. 2).



Фиг. 1. Профиль брюшной створки спирифериды. Положение плоскостей, в которых делались разрезы

Fig. 1. Profile of ventral valve of a spiriferida showing the planes in which sections were made

Зубные пластины протягиваются почти до половины длины створки. Они охватывают своими основаниями утоненную часть стенки створки,



Фиг. 2. Внутреннее строение макушечной части брюшной створки спириферов группы Spirifer ustyensis sp. n., вскрываемых последовательным шлифованием: *I* — разрез в плоскости a^{I}; *II* — разрез в плоскости a^{II}; *III* — разрез в плоскости *a*; *IV* — разрез в плоскости *b*; *V* — разрез в плоскости *c*; *VI* — разрез в плоскости *d*. Увеличено

Fig. 2. Inner structure of apical portion of ventral valve of Spirifer ustyensis group. Shown by consecutive sections: *I* — section in plane a^{I}; *II* — section in plane a^{II}; *III* — section in plane *a*; *IV* — section in plane *b*; *V* — section in plane *c*; *VI* — section in plane *d*. Enlarged

* Экземпляры и шлифы, описанные в настоящей статье, хранятся в Палеонтологическом институте Академии Наук.

соответствующую мускульному полю. В отдельных случаях мускульное поле мало вытянуто вдоль по дну створки, и тогда зубные пластины протягиваются дальше его переднего края.

Описанный тип внутреннего строения, а также тонкость стенок створок и характер тонких и сжатых ребер являются в группе Sp. ustyensis устойчивыми признаками, объединяющими всех ее членов. Степень выпуклости створок и развитие ветвления ребер являются признаками, варьирующими в пределах группы.

Как показывают многочисленные шлифы и пришлифовки, члены группы Sp. ustyensis на начальных стадиях развития особи не имели зубных пластин и никаких других элементов внутреннего строения. Они являются, вероятно, отдаленными потомками тех девонских форм, которые были выделены в род Paulonia Nal. (Наливкин, 1925) и характеризуются отсутствием зубных пластин и дельтириальных килей. На основании описываемых ниже особенностей онтогенетического развития можно заключить, что та ветвь, к которой принадлежит группа Sp. ustyensis, приобрела зубные пластины, так же как и дельтириальную пластину, лишь на более поздних стадиях филогенеза.

Spirifer ustyensis sp. n.

Диагноз. Раковина с мало выпуклыми обеими створками, неглубоким синусом, невысоким и широким серединным возвышением. Ребра тонкие, плоские, разделенные узкими, глубокими и резкими промежутками. Ветвление ребер наблюдается в синусе и на серединном возвышении и в виде исключения на боковых частях створок. Наибольшая ширина раковины 35—37 мм, длина ее 25—28 мм, отношение между этими цифрами 1,4; ребер в синусе 9—11; ребер на 10 мм в средней части створки 8—10; макушечный угол 80—85°.

Описание. Небольших размеров раковина с мало выпуклыми обеими створками. Смычный край почти равняется наибольшей ширине, которая находится на небольшом расстоянии кпереди от него. Кардинальные углы округленные; ушки отсутствуют. Выступ лобного края в области синуса небольшой, короткий, широкий, угловатый. О характере выпуклости брюшной створки судить трудно, так как все имеющиеся экземпляры этой формы более или менее деформированы. Можно с уверенностью сказать только, что эта створка не была значительно выпукла. Макушка ее слабо развита, очень мало заходит за смычный край, быстро суживается к концу; тонкий приостренный ее конец клювовидно загибается над дельтириальным отверстием. Синус на всем своем протяжении не глубок; его скаты сходятся под тупым углом; дно синуса уплощено и занято разветвленным средним ребром.

Арея невысокая, параллельная; верхний край ее полого и почти незаметно спускается от вершины дельтириального отверстия к ее концам. Штриховатости ареи, по условиям сохранности, заметить не удается.

Спинная створка менее выпукла, чем брюшная; наибольшая выпуклость ее лежит немного кпереди от макушечной части; отсюда ее поверхность постепенно падает как в сторону макушки, так и к переднему и к боковым краям створки. Макушка совершенно не отделяется, и кончик ее не заходит за смычный край. Серединное возвышение отграничивается двумя резкими бороздками начиная от самой макушки, где оно едва округляется и почти не выдается над общей поверхностью створки. Оно начинает ощутительно выдаваться над ней только с середины ее длины: у лобного края оно достигает наибольшей ширины, не высоко и имеет округленный широкий гребень.

Раковина несет тонкие, резкие, плоские или округленно-плоские ребрышки, разделенные резкими, глубокими и очень узкими бороздками. На всей поверхности створки ребра приблизительно одной и той же ширины. Только среднее ребро в синусе выделяется у большинства экземпляров несколько большей шириной, и 3—4 ребрышка у кардинальных углов сильно уступают по ширине остальным. Среднее ребро появляется в синусе в месте наибольшей выпуклости створки, незаметно приподнимаясь над узким и плоским дном синуса; затем это ребро быстро расширяется и на передней части створки разделяется на два; бороздка, разделяющая его, почти не отличается по выраженности от бороздок, разделяющих первичные ребра. Ветвление ребер в синусе сильно развито; число ребер в передней части синуса доходит до 10—11. На боковых частях створок ребра делятся редко и у некоторых экземпляров совсем не делятся.

Таблица измерений Spirifer ustyensis sp. n.

Размеры в мм	Экз. 1325	Экз. 1258	Экз. 21
Длина смычного края (прибл.)	23—25	32	30
Наибольшая ширина раковины	—	35	37
Длина раковины	28	25	25 *
Расстояние от конца макушки до лобного края по изгибу брюшной створки	42	43	Ок. 38
Высота ареи	—	—	—
Наибольшая ширина синуса	11—12	10—11	—
Наибольшая выпуклость брюшной створки	6	—	—
Ребер в синусе	10	11	9
Ребер с каждой стороны от синуса, ясно различимых	11	15	13
Неясно различимых ребер	3—4	2—3	—
Ребер на 10 мм в средней части створки	9—10	9	7—8
Макушечный угол	—	85°	80°
Отношение ширины к длине	—	1,4	1,4
Отношение длины к расстоянию от конца макушки до лобного края по изгибу брюшной створки	0,6	0,5	0,6
Отношение наибольшей выпуклости брюшной створки к длине смычного края	0,24	—	—

* Экз. 21 обломан у лобного края.

Микроскульптура описываемых форм состоит из довольно резко выраженных волнистых концентрических поперечных линий и слабо заметных радиальных линий.

Внутреннее строение. Внутри брюшной створки Sp. ustyensis при препарировании ее внутренней поверхности можно заметить две тонкие, невысокие зубные пластины, тянущиеся по дну створки приблизительно до половины ее длины, заметно расходясь своими концами. Иногда по одной из пластин раковина ломается при препарировании. При шлифовании макушечной части брюшной створки вблизи кончика макушки, в плоскости a^{I}, обнаруживается тонкостенная полость, лишенная элементов внутреннего строения.

В плоскости a^{II} намечается заложение зубных пластин и дельтириальной пластины, слитых еще со стенкой створки.

В плоскостях a и b^I вскрываются две тонкие, слегка расходящиеся своими основаниями зубные пластины и тонкая дельтириальная пластина, идущая почти перпендикулярно направлению зубных пластин. Длина дельтириальной пластины немногим уступает высоте каждой из зубных пластин. Внутренняя ее сторона слегка вогнута. Как между внутренними сторонами зубных пластин, так и между наружными сторонами их и стенкой створки наблюдается пространство, заполненное породой. Стенки створки, так же как и самые зубные пластины, очень тонки. По мере продвижения разреза вперед, по телу створки, пространства, отделяющие наружные стороны зубных пластин от стенок створок, увеличиваются; кпереди от ареи дельтириальная пластина обычно исчезает, остаются две тонкие зубные пластины разделенные друг от друга пустым пространством и заметно отклоняющиеся одна от другой своими основаниями (фиг. 3). Септальные образования не наблюдаются ни на одном сечении макушечной части.



Фиг. 3. Внутреннее строение макушечной части брюшной створки Spirifer ustyensis sp. n. по последовательным шлифам и пришлифовкам: *I* — разрез в плоскости a^I; *II* — разрез в плоскости b^I; *III* — разрез в плоскости b. (Экз. 1452)

Fig. 3. Inner structure of apical portion of ventral valve of Spirifer ustyensis sp. n. shown by consecutive sections: *I* — section in plane a^I; *II* — section in plane b^I; *III* — section in plane b. (Specimen 1452)

В о з р а с т н ы е и з м е н е н и я. Молодые экземпляры описываемых форм обладают очень слабо выпуклой брюшной створкой, относительно более коротким смычным краем, едва углубленным синусом и мало выдающимся срединным возвышением.

И з м е н ч и в о с т ь у Sp. ustyensis выражается в варьировании тенденции ребер к ветвлению на боковых частях раковины и в изменении выпуклости брюшной створки. Остальные признаки описываемого вида носят устойчивый характер.

С р а в н е н и я. Sp. ustyensis стоит наиболее близко к Sp. pentagonus Коп., описанному из чернышинских известняков Подмосковного бассейна (Сокольская). Эти два вида близки между собой по характеру ребристости, а отчасти и по общим очертаниям раковины. Особенно большое сходство с названной формой обнаруживают некоторые экземпляры Sp. ustyensis, не являющиеся типичными для этого вида. Но и они отличаются от Sp. pentagonus большей глубиной синуса, меньшей выпуклостью брюшной створки и большей склонностью к ветвлению ребер. По внутреннему строению Sp. pentagonus чернышинских слоев не отличается, согласно Сокольской, от детально изученного ею с этой стороны Sp. tornacensis из тех же слоев. Этот последний, по описанию Сокольской, обладает зубными пластинами, дельтириальной пластиной и септальным валиком. Таким образом, присутствие септального валика отличает внутреннее устройство представителей группы Sp. tornacensis из чернышинских известняков от Sp. ustyensis и его вариететов. Все элементы

внутреннего строения Sp. tornacensis, так же как и Sp. pentagonus, отличаются по сравнению с Sp. ustyensis большей массивностью.

Некоторое сходство Sp. ustyensis обнаруживает и со Sp. taidonensis из чернышинских известняков, описанным Сокольской. Но ребристость наших форм хотя и приближается к ребристости Sp. taidonensis, является менее резкой, а ребра более склонны к ветвлению (у Sp. taidonensis ребра ветвятся только в синусе и на срединном возвышении). Внутреннее строение подмосковных Sp. taidonensis осталось невыясненным.

Из форм, описанных из других областей развития карбона, Sp. ustyensis обнаруживает, особенно в некоторых единичных экземплярах большое сходство со Sp. pentagonus из турнейских отложений Кузнецкого бассейна (Толмачев), отличаясь от них более определенным синусом и склонностью ребер к ветвлению. Некоторое сходство наша форма обнаруживает также со Sp. similis Tolm., описанным из тех же отложений (Толмачев, табл. II, *12*); сближают эти две формы характер ребристости, общая конфигурация макушки, синуса и срединного возвышения. Отличиями между ними служат отношение ширины к длине и относительная длина смычного края, который у турнейской формы соответствует наибольшей ширине раковины. Кроме того, и арея у Sp. similis имеет иной характер. Еще дальше от нашей формы стоит Sp. ustyensis Tolm. (Толмачев, табл. II, *7—11*), также приближающийся к ней по характеру ребристости, но отличающийся своей резко выраженной поперечностью и присутствием ясно выраженных обособленных ушков. О внутреннем строении первой из двух упомянутых турнейских форм ничего не известно, относительно же второй имеется указание ее автора (Толмачев), что она по внутреннему строению напоминает Sp. tornacensis, к группе которого и относятся обе названные формы. Внутреннее строение подмосковных Sp. tornacensis в то время, когда Толмачев описывал эти формы, еще не было описано; говоря о внутреннем строении Sp. tornacensis, он имел в виду бельгийских представителей этого вида. Но внутреннее строение западноевропейских Sp. tornacensis не может пока считаться достаточно выясненным. Автором этого вида, Конинком, не дается описания его внутренних особенностей; судя по тем кратким указаниям, которые у автора имеются, и по данному им изображению оригинала этого вида (Koninck, 1887, стр. 110, табл. 25, фиг. 13), в брюшной створке Sp. tornacensis имеются две короткие расходящиеся зубные пластины и невысокая и тонкая срединная септа. Других указаний на внутреннее строение голотипа данного вида в литературе не приводится. Поэтому отнесение Sp. ustyensis к одной группе со Sp. tornacensis дает мало для сравнения внутреннего строения этой формы Толмачева с описываемыми подмосковными формами. Отсутствие у наших форм срединной септы отличает их внутреннее строение от изображенного на указанном рисунке Конинка.

Из форм, встречающихся в каменноугольных отложениях других стран, Sp. ustyensis несколько напоминает Sp. subrotundus Weller (Weller, 1914, стр. 356, табл. I, фиг. 15—22) по характеру ребристости и по общей выпуклости обеих створок. Однако синус и срединное возвышение у американской формы имеют совершенно другой характер, а смычный край по своей длине гораздо значительнее уступает наибольшей ширине раковины, чем у Sp. ustyensis. Внутреннее строение Sp. subrotundus остается невыясненным; не вполне установлены и детали его наружных черт, ввиду того что он до сих пор известен только в виде ядер и отпечатков (Weller, стр. 357). При первоначальном ознакомлении с подмосковной нижнекаменноугольной фауной я отожествила описываемые формы с только что названным североамериканским видом (Семихатова, 1936); однако наблюдающиеся между ними черты различия заставили меня усомниться в правильности этого определения. По моей просьбе Денбар

прислал мне слепок с топотипа Sp. sybrotundus, имеющегося в музее Ейльского университета. Непосредственное сравнение этих двух форм убедило меня в том, что различия между ними более значительны, чем черты сходства; кроме того, и невыясненность внутреннего строения американских экземпляров заставляет быть осторожной при сопоставлении с ними других форм. По всем этим соображениям от упомянутого отожествления мне приходится в настоящее время отказаться и рассматривать описываемые экземпляры как новый вид.

Распространение. Sp. ustyensis имеется в довольно большом количестве экземпляров из одного пункта, именно из с. Усты Западной обл.; господство этого вида и его вариетета, описываемого ниже, в фауне спириферид из этого пункта придает этой фауне особый отпечаток. В таком большом количестве Sp. ustyensis не встречается в других местах. Он найден в виде немногих экземпляров в глинах, принадлежащих тульской толще, где он также, повидимому, является господствующим элементом фауны спириферид, поскольку других представителей этого семейства в этих глинах почти не встречается, за исключением единичных Spirifer sp.

В окрестностях с. Усты данная форма приурочена к известняковым отложениям; в других местах она встречена в слоях глин; в обоих случаях она сохраняет все свои характерные черты.

Местонахождение. Известняки: Усты Думиничского района Западной обл., карьер у Св. колодца, 32 экземпляра (Т. С. и Ильина); глины: р. Шать, карьер, 2 экз. (Т. С.); д. Быковка, овраг к югу от деревни, 3 экз. (Т. С.); Клинский овраг, 2 экз. (Т. С.) Всего 39 экз.

Spirifer ustyensis var. vulgaris sp. et var. n.

Диагноз. Раковины с мало выпуклыми обеими створками, с шириной, немного превышающей длину смычного края, с неглубоким синусом и с округленным и только у лобного края вздернутым срединным возвышением. Тонкие, ветвящиеся по всей раковине ребра нередко группируются по два и по три. Наибольшая ширина раковины 30—35 мм; длина ее 25—35 мм; отношение между ними 1; ребер в синусе 11; ребер на 10 мм в средней части створки 7—9; макушечный угол 85—87°.

Описание. Относительная длина смычного края у описываемого вариетета несколько больше, чем у Sp. ustyensis, она только слегка уступает наибольшей ширине раковины. Выпуклость обеих створок не отступает от выпуклости их у представителей основного вида. Ушки отсутствуют. Макушка брюшной створки у описываемого вариетета сильнее приострена и в то же время меньше выдается за смычный край, чем у Sp. ustyensis. Синус еще меньше углублен, чем у этого последнего, а срединное возвышение еще меньше выдается над общей поверхностью створки, вздергиваясь только у лобного края. Ребристость является характерным признаком для раковин данной разновидности. Ребра тонкие и округленно-плоские, подвергаются интенсивному ветвлению как в синусе и на срединном возвышении, так и на боковых частях створок. Ветвление происходит на две или три ветви, причем разделившиеся ветви часто сохраняют группирование попарно и по три вплоть до лобного края. Среднее ребро в синусе иногда также делится на две ветви.

Размеры. Несмотря на очень большое число имеющихся раковин этой разновидности, точные измерения могут быть приведены лишь для очень немногих экземпляров, так как почти все имеющиеся экземпляры

в той или иной степени измяты или повреждены. Лучше других сохранились спинные створки молодых особей. Брюшные их створки также являются измятыми. Повидимому, это указывает на чрезвычайную тонкость створок раковин этой разновидности — свойство, которым отличается также и Sp. ustyensis.

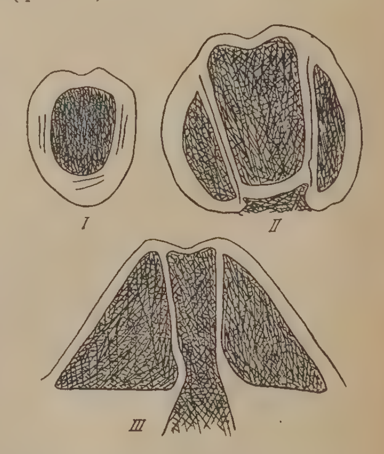
Таблица измерений Sp. ustyensis var. vulgaris sp. et var. n.

Размеры	Экз. 22 Усты	Экз. 28 Усты	Экз. 1447 Усты
Длина смычного края	32—33	—	Ок. 30
Наибольшая ширина раковины	35	30	32
Длина раковины	35	—	25
Расстояние от конца макушки до лобного края по изгибу брюшной створки [1]	—	—	—
Высота ареи	—	—	3
Наибольшая ширина синуса	10—11	—	—
Наибольшая выпуклость брюшка створки	—	Ок. 6	9—10
Ребер в синусе	11	—	—
Ребер с каждой стороны от синуса, ясно различимых	11—12	—	—
Неясно различимых ребер	3—4	—	—
Ребер на 10 мм в средней части створки	7	8—9	—
Макушечный угол	67	87	—
Отношение ширины к длине	1,0	—	0,99

[1] Не может быть измерено ввиду измятости всех трех экземпляров, которая не допускает сделать большинство остальных измерений.

Микроскульптура. По микроскульптуре описываемый вариетет ничем не отличается от представителей вида.

Внутреннее строение. По внутреннему строению Sp. ustyensis var. vulgaris не отличается от Sp. ustyensis (фиг. 4).



Фиг. 4. Внутреннее строение макушечной части брюшной створки Spirifer ustyensis var. vulgaris sp. et var. n. по последовательным шлифам и пришлифовкам: *I* — разрез в плоскости a^I. Шлиф не ясен. Линии, создаваемые заложением зубных пластин и дельтириальной пластины, затемнены вследствие слишком большой толщины шлифа; *II* — разрез в плоскости *a*; *III* — разрез в плоскости *b*. (Экз. 1439). Увеличено

Fig. 4. Inner structure of apical portion of ventral valve of Spirifer ustyensis var. vulgaris, sp. et var. n. shown by constructive sections: *I* — section in plane a^I. The picture shown by the thin slide is not very clear. The lines formed by the first appearance of dental plates and of the delthyrial plate are obscured by the considerable thickness of the slide; *II* — section in plane *a*; *III* — section in plane *b*. (Specimen 1439). Enlarged

Возрастные изменения. В противоположность огромному большинству представителей спириферид в нижнекаменноугольных отложениях Подмосковного бассейна, Sp. ustyensis var. vulgaris, так же как и Sp. ustyensis, встречается часто в виде небольших экземпляров, значительно уступающих по размерам большинству представителей данной формы и явно принадлежащих к ее молодым особям. Количество таких

«детских» особей в Устах доходит до 10—15%. Особенно часто встречаются прекрасно сохранившиеся маленькие спинные створки. По сравнению со взрослыми экземплярами этой разновидности молодые особи отличаются еще более незначительной выпуклостью обеих створок, очень слабо углубленным синусом и почти не выступающим срединным возвышением. Ветвление ребер и группирование их по два и по три наблюдаются и у молодых экземпляров и отсутствуют только у самых маленьких по размерам, у которых все же намечается у лобного края разветвление одного-двух ребрышек. Самые маленькие представители разновидности отличаются большей удлиненностью раковины, затем раковина начинает расти сильнее в поперечном направлении и становится немного поперечно вытянутой; на более поздних стадиях роста она опять начинает расти скорее в длину, чем в ширину, причем особенно быстро удлиняется лобный край, вследствие чего взрослые экземпляры имеют длину, почти равную ширине, а выступ лобного края отгибается в сторону спинной створки, отчего срединное возвышение в своей передней части начинает вздергиваться.

Распространение. Данная разновидность встречена вместе с Sp. ustyensis в большом количестве в известняках Устов и в виде единичных экземпляров в глинах, принадлежащих к тульской толще.

Местонахождение. Известняки: Усты Думиничского района Западной обл., 36 экз. (Т. С. и Ильина); глины: р. Шать, 2 экз. (Т. С.). Всего 38 экз.

Sp. ustyensis var. rotundata sp. et var. n.

Диагноз. Раковина с округленно-выпуклой брюшной створкой, с широким и неглубоким синусом и с тонкими, плоскими, интенсивно ветвящимися по всей раковине ребрами.

Более значительная выпуклость брюшной створки и иной характер этой выпуклости отличают рассматриваемые экземпляры от других представителей группы Sp. ustyensis. Наибольшая выпуклость брюшной створки лежит в ее средней части, откуда ее поверхность плавно и округло опускается во все стороны. Синус относительно шире синуса



Фиг. 5. Внутреннее строение макушечной части брюшной створки Spirifer ustyensis var. rotundata sp. et var. n.; разрез в плоскости *a*. (Экз. 1305)

Fig. 5. Inner structure of apical portion of ventral valve of Spirifer ustyensis var. rotundata sp. et var. n., section in plane *a*. (Specimen 1305)

Sp. ustyensis. По характеру ребристости данные экземпляры приближаются к Sp. ustyensis var. vulgaris. Их ребра незначительно шире ребер этого последнего; ветвление ребер распространяется почти до макушечной части створок; ребра делятся на две ветви (но не на три, как это иногда наблюдается у Sp. ustyensis var. vulgaris). Попарное группирование ребер сохраняется до лобного края. По внутреннему строению данные экземпляры не отличаются от Sp. ustyensis (фиг. 5).

Распространение. Описанные формы встречены пока только в известняках Устов (тульская толща).

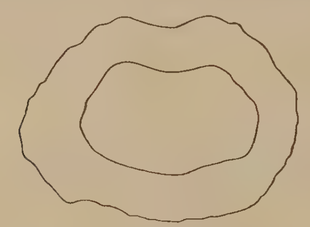
Местонахождение: с. Усты Думиничского района Западной обл., 12 экз. (Т. С.).

II. Спирифериды протвинской толщи

Род BRACHYTHYRINA FRED. 1929, EMEND. IVANOV ET IVANOVA, 1937

Генотип Spirifer strangwaysi Vern. Род Brachythyrina был установлен в 1929 г. Этим наименованием было заменено название Anelasma, установленное в 1925 г. А. П. Ивановым (Иванов, 1925). Нового диагноза для рода Brachythyrina в 1929 г. дано не было; очевидно, к нему должен был быть отнесен диагноз, установленный для рода Anelasma. Этот диагноз был дан Ивановым в 1925 г. и заключался в следующем: «Складчатые или грубо-ребристые формы с длинной параллельной ареей, у которых зубные пластины вовсе отсутствуют и весь апикальный аппарат состоит из невысоких гребней, проходящих по краям delthyrium». Литература, относящаяся к вопросам классификации рассматриваемых спириферид, подробно разбирается в монографической работе Иванова и Ивановой (Иванов и Иванова, 1937), посвященной роду Brachythyrina в среднем и верхнем карбоне Подмосковного бассейна. В этой работе даются некоторые дополнения к первоначальному диагнозу рода. Устанавливаемый в этой монографии для рода Brachythyrina диагноз, к которому я присоединяюсь, гласит: «Складчатые спирифериды с обрубленной ареей. Апикальный аппарат состоит из невысоких гребней, проходящих по внутренним краям дельтириума, от небольших зубов. Близ вершины дельтириума гребни соприкасаются друг с другом, закрывая верхнюю часть дельтириального отверстия. От вершины дельтириума по дну створки проходит низкий, широкий валик, доходящий до слабо углубленного мускульного поля. Строение раковины волокнистое». (Рукопись).

Описываемые ниже формы, во многом отвечая этому диагнозу, по другим признакам близки к Brachythyris McCoy. Но в диагноз этого рода входит короткий смычный край, треугольная вогнутая арея (McCoy, 1862), слабые неясные складки (Циттель, 1934), что не отвечает нашим формам. Возможно, что они должны быть выделены в особый род, или, быть может, следует частично пересмотреть разграничение Brachythyris и Brachythyrina. Не располагая для решения этого вопроса достаточным ма-



Фиг. 6. Разрез макушечной части брюшной створки брахитирины группы Brachythyrina pinguisiformis sp. n. в плоскости a^1. Увеличено

Fig. 6. Section in plane a^1 of apical portion of ventral valve of a Brachythyrina of Brachythyrina pinguisiformis sp. n. group. Enlarged



Фиг. 7. Разрез макушечной части брюшной створки брахитирины группы Brachythyrina pinguisiformis sp. n. в плоскости ареи. Увеличено

Fig. 7. Section of apical portion of ventral valve of a Brachythyrina of Brachythyrina pinguisiformis sp. n. group in the plane of the area. Enlarged

териалом, я пока условно отношу их к роду Brachythyrina. Они принадлежат к одной группе — Brachythyrina pinguisiformis sp. n.; со стороны внутреннего строения они характеризуются отсутствием зубных пластин на всех сечениях макушечной части брюшной створки, не исключая и самого кончика макушки (фиг. 6), и присутствием невысоких гребней по внутреннему краю дельтириального отверстия (фиг. 7); низ-

кий широкий валик — псевдосепта, — входящий в диагноз рода Brachythyrina Fred. emend. Ivan. et Ivan., имеется в этой группе в виде непостоянного, неустановившегося признака.

Со стороны внешних признаков представители группы Brachythyrina pinguisiformis характеризуются, в согласии с диагнозом рода, «складчатой» скульптурой, как ее понимают Иванов и Иванова. У них макроскульптура отражается на внутренней поверхности створок начиная от самого конца макушки. Я вполне присоединяюсь к соображениям, высказанным Сарычевой (1937) о том, что отражение макроскульптуры на внутренней поверхности створок не может служить у брахиопод для разграничения между понятиями «складчатости» и «ребристости». В соответствии с этим радиальные элементы макроскульптуры у спириферид я называю ребрами, независимо от того, отражаются ли они в какой-нибудь мере на внутренней поверхности створок или нет[1]. В противоположность средне- и верхнекаменноугольным представителям Brachythyrina (Иванов и Иванова, 1937) представители Brachythyrina из протвинской толщи не вытянуты в поперечном направлении. Во внешних очертаниях раковины они обнаруживают большое сходство со Spirifer pseudotrigonalis Semich., встречающимся в нижнесерпуховских слоях. Некоторые из них и в отдельных деталях скульптуры приближаются к этому последнему; так, у них среднее ребро в синусе выделяется по своей толщине.

Однако при отдельных чертах сходства, сближающих их с группой Sp. pseudotrigonalis, рассматриваемые формы обладают не только иным внутренним строением, но и некоторой совокупностью наружных черт, которые делают их легко отличимыми от представителей группы Sp. pseudotrigonalis. К таким чертам относятся плоские очертания ребер, характер широкого округленно-плоского синуса и широкого округленного возвышения спинной створки, низкая обрубленная арея. К роду Brachythyrina Fred. в фауне нижнего карбона Подмосковного бассейна относятся Brachythyrina pinguisiformis sp. n., Br. pinguisiformis var. trigonalis sp. et var. n., Br. pinguisiformis var. lata sp. et var. n. Все эти формы связаны между собой постепенными переходами.

Brachythyrina pinguisiformis sp. n.

1925. Sp. trigonalis Mart. var. ultima (pars). Швецов, Спириферы нижнего отдела тульско-калужского карбона, табл. V, фиг. 22 и 19.

Диагноз. Раковина средней величины, с округленно-плоским нешироким синусом и невысоким округленным срединным возвышением. Ребра обычно средней толщины, плоские или слегка округленные, неветвящиеся. Наибольшая ширина 28—29 мм, длина раковины 24—28 мм; отношение между ними 1,1—1,0. Ребер на 100 мм в средней части створки 6—8. Макушечный угол 85°.

Описание. Раковина средней величины, с длиной, равной или почти равной наибольшей ширине. Наибольшая ширина обычно слегка превышает длину смычного края и лежит немного отступя от него. Кардинальные углы равны прямому углу или немного прищипнуты; ушки едва заметны. Выступ лобного края в области синуса небольшой, неширокий и угловатый.

Брюшная створка довольно сильно выпуклая. Макушка ее узкая, вытянутая; конец макушки слегка загибается над смычным краем. Наи-

---

[1] В этом отношении я следую за Уиллером (Weller), Денбаром и Кондра (Dunbar and Condra), Голлом и Кларком (Hall and Clarke) и др., которые не различают у спириферид понятия «складки» и «ребра» и обозначают радиальные элементы их макроскульптуры во всех случаях как «plications».

большая выпуклость лежит в задней трети створки; поверхность ее делает отсюда плавный изгиб, быстро закругляясь в сторону макушки, полого спускаясь к лобному краю и более круто изгибаясь в поперечном направлении (фиг. 8). Синус начинается в области макушки едва заметной вдавленностью; в месте наибольшей выпуклости створки он немного углубляется и остается затем неглубоким и плоским вплоть до лобного края. Скаты его пологие, невысокие и слабо отделенные от остальной створки.

Арея низкая; верхний ее край чуть заметно понижается от вершины дельтириума к концам ареи; концы ареи обрубленные, высота ее здесь достигает 1—1,5 мм, равняясь у дельтириального отверстия 3—4 мм. На поверхности ареи редкие и грубые поперечные бороздки.

Спинная створка значительно выпуклая в задней половине; макушка ее слабо выражена и не выдается за смычный край. Ушки маленькие, только немного яснее выражены, чем в брюшной створке. Срединное возвышение обособляется начиная с макушечной части, но здесь оно мало выдается над общей поверхностью створки; только с половины длины створки оно начинает заметно возвышаться над ее поверхностью, но значительной высоты не достигает и у лобного края. Гребень его округленный, скаты пологие.

Раковина несет низкие плоские или слегка округленные ребра, разделенные глубокими и резкими, но узкими бороздками. Ребра ветвятся в синусе и на срединном возвышении и не ветвятся на боковых частях створок. В синусе обычно 5—7 ребер. Среднее ребро в синусе равняется соседним с ним ребрам по ширине. Все ребра отражаются на внутренней поверхности створок начиная с самой макушки.

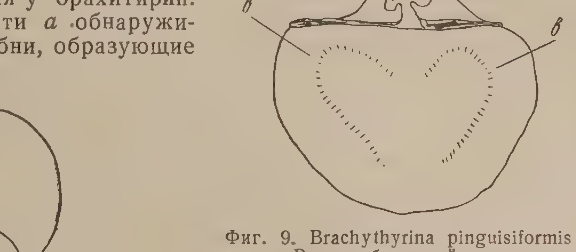
Таблица измерений Brachythyrina pinguisiformis sp. n.

Размеры, в мм	Экз. 6. Паденка	Экз. 7. Паденка	Экз. 1697. Лужа у Кременского	Экз. 1696. Лужа у Кременского	Экз. 1733. Пирогово, голотип	Экз. 1699. Лужа у Кременского	Экз. 1698. Лужа у Кременского
Длина смычного края	—	—	27	Прибл. 27—28	36	27	30
Наибольшая ширина раковины	30	34	28	—	36	30	28
Длина раковины	24	25	26	25	28	29	25
Расстояние от конца макушки до лобного края по изгибу брюшной створки	36	37	43	39	36	40	35
Высота ареи	2	3	2,5	3	4	1	3
Наибольшая ширина синуса	10	12	9	Ок. 11	10	9	—
Наибольшая выпуклость брюшной створки	7	8—9	10	10	12	9	8—9
Ребер в синусе	5	7	5*	5	7	5	7
Ребер с каждой стороны от синуса, ясно различимых	7	7	7	6	7	7	9
Неясно различимых ребер	3—5	1—2	5—6	2—3	2—3	2—3	3—4
Ребер на 10 мм в средней части створки	6	5	6—8	4	5	6	6—7
Макушечный угол	100°	95°	80°	80°	80°	85°	—
Отношение ширины к длине	1,2	1,3	1,1	1,1	1,3	1,03	1,1
Отношение длины к расстоянию от конца макушки до лобного края по изгибу брюшной створки	0,6	0,6	0,6	—	0,6	0,7	—
Отношение наибольшей выпуклости брюшной створки к длине смычного края	—	—	0,36	0,36	0,33	0,36	0,30

* Два из них очень слабо намечены.

Микроскульптура описываемых форм состоит из резких, различимых простым глазом, концентрических поперечных полос и тонких сближенных радиальных линий, видимых при увеличении в 6—8 раз.

Внутреннее строение. Особенности сохранности описываемых форм, заключенных в плотном известняке, не позволяют отпрепарировать внутреннюю поверхность их створок. Их внутреннее строение могло быть изучено только при помощи шлифовэния. Как обнаружили многочисленные шлифы и пришлифовки, Brachythyrina pinguisiformis совершенно лишена зубных пластин и имеет только низкие гребни по краям дельтириума. На шлифах внутреннее строение Brachythyrina выглядит различно, смотря по тому, в какой плоскости пройдет шлиф. На разрезах в самом конце макушки[1] в плоскостях a^{I} и a^{II} дельтириальные гребни не обнаруживаются (фиг. 2) — разрезы проходят через коническую плоскость конца макушки, лишенную элементов внутреннего строения у брахитирин. Разрезы в плоскости *a* обнаруживают невысокие гребни, образующие



Фиг. 8. Brachythyrina pinguisiformis sp. n. Профиль раковины с обеими створками

Fig. 8. Profile of a shell with both valves

Фиг. 9. Brachythyrina pinguisiformis sp. p. Разрез брюшной створки в плоскости ареи. Видны дельтириальные гребни *a* — *a*, ручные поддержки *b* — *b* и псевдосепта *c*. Увеличено

Fig. 9. Section of ventral valve in the plane of the area, showing delthyrial ridges *a* — *a*, brachial appendages *b* — *b* and pseudoseptum *c*. Enlarged

округленные выступы (фиг. 9, *a* — *a*), которые отходят от краев дельтириума. Разрезы, лежащие кпереди от плоскости ареи, дельтириальных гребней не обнаруживают. У некоторых экземпляров Brachythyrina pinguisiformis имеется псевдосепта, у большинства она не развита. Мускульное поле у представителей данного вида имеет вытянутую в продольном направлении форму.

Возрастные изменения описываемых форм заключаются в увеличении раковины в длину и в некотором, очень незначительном, углублении синуса.

Изменчивость. Варьирование Brachythyrina pinguisiformis распространяется на степень выпуклости брюшной створки, относительную ширину ребер и отношение ширины раковины к длине. Наряду с удлиненными экземплярами с тонкими, плоскими ребрами и не сильно выпуклой брюшной створкой, встречаются, с одной стороны, крупные, поперечно-вытянутые экземпляры с такими же плоскими, но значительно более широкими ребрами, а с другой стороны — экземпляры, по общим очертаниям раковины не отличающиеся от типичных, немного вытянутых в длину форм, но обладающие более тонкой ребристостью.

---

[1] В литературе уже отмечалось, что у Brachythyrinae, «пришлифовывая самый кончик макушки, мы не обнаруживаем дельтириальных килей, они отчетливо видны только на разрезах недалеко от замочного края» (Фредерикс, 1926).

Эти экземпляры связывают описываемый вид с его двумя вариететами, описываемыми ниже. Постоянными признаками для данного вида являются характер синуса и срединного возвышения, низкая арея и отсутствие ветвления ребер на боковых частях створок.

Сравнения. Отличия Brachythyrina pinguisiformis от его вариететов рассматриваются при описании этих последних. Из других видов, распространенных в нижнем карбоне Подмосковного бассейна, наиболее близко к нашей форме по общему очертанию раковины стоит Spirifer pseudotrigonalis. Однако отличия между этими двумя формами даже по наружному виду настолько велики, что об их сближении не может быть и речи. К отличиям относятся: плоский синус и мало вздернутое возвышение Brachythyrina pinguisiformis, его плоские ребра, низкая арея. Кроме того, описываемые экземпляры обнаруживают совершенно иное внутреннее строение.

Некоторое сходство наши формы обнаруживают со Sp. pinguis Sow., особенно с некоторыми вытянутыми в длину экземплярами этой формы, изображенными Давидсоном (Давидсон, 1857, табл. X, фиг. 4, 9). Сходство в этом случае лежит в характере синуса и срединного возвышения и в плоской ребристости. Но описываемые формы сильно отличаются от названного вида большей тонкостью своих ребер, менее вздутой раковиной, совершенно иным характером макушечной части и иным отношением ширины к длине. Spirifer pinguis, согласно Мак Кою (McCoy, 1862), принадлежит к роду Brachythyris McCoy. Экземпляр этой формы, полученный мной от Музея естественной истории в Лондоне и происходящий из Клитеро (Иоркшир), обнаружил при шлифовании отсутствие зубных пластин. Этот экземпляр не является топотипом данной формы и не может служить для установления внутреннего строения, характерного для Sp. pinguis.

Brachythyrina pinguisiformis обнаруживает некоторое сходство с Brachythyris suborbicularis Hall, но не с оригиналом этого вида, описанным Голлом, а с некоторыми экземплярами, относимыми к этому виду Уиллером (Weller, 1914, табл. LXII, фиг. 11; табл. LXI, фиг. 8). Указанные экземпляры отличаются от типичных представителей Brachythyris suborbicularis длинным смычным краем, лишь немного уступающим наибольшей ширине раковины. Очертания синуса и характер ребристости этих экземпляров довольно близки к ребристости и синусу протвинских Brachythyrina pinguisiformis. Но сжатая, узкая макушка, значительно заходящая за смычный край, а также несомненная связь экземпляров, изображенных Уиллером, с описанными им типичными Brachythyris suborbicularis заставляют воздержаться от сближения наших протвинских брахитирин с этими североамериканскими формами.

Замечания. Только что описанные формы были впервые выделены в фауне подмосковного нижнего карбона М. С. Швецовым (Швецов, 1925). Он рассматривал их как особый вариетет Sp. trigonalis (см. синонимику), хотя и останавливался подробно на тех отличиях, которые характеризуют их по сравнению с этими последними. О внутреннем строении как этих форм, так и Sp. trigonalis Швецов не приводил никаких данных. При этом в своем описании Швецов соединил те экземпляры, которые соответствуют только что приведенному описанию, с теми, которые описываются мной ниже как вариететы Brachythyrina pinguisiformis. Сравнение описанных экземпляров с рисунками и оригиналами Швецова показывает, что они соответствуют экземпляру, изображенному на фиг. 22, табл. V только что указанной работы Швецова.

Распространение. Brachythyrina pinguisiformis является характерной формой слоев $C_1^{srp.\ pt.}$: вне этих слоев он не встречается; в области же их распространения он встречается в большом количестве экземпляров и в целом ряде пунктов.

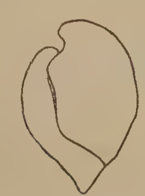
Местонахождение. Сахаровидные известняки: Лужа у Кременского, 26 экз. (Т. С. и А. И.), Паденка, 9 экз. (А. И.), Машковский овраг, 8 экз. (Т. С.), Протва у Потресова, 2 экз. (Т. С.). Всего 45 экземпляров.

Brachythyrina pinguisiformis var. trigonalis sp. et var. n.

1925. Sp. trigonalis var. ultima (pars). Швецов, Спирифериды тульско-калужского карбона, стр. 160.

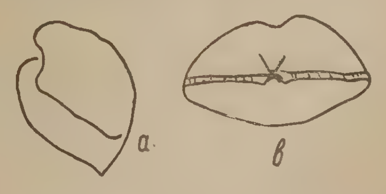
Диагноз. Раковина треугольного очертания. Синус неширокий, с плоским дном и довольно крутыми скатами. Срединное возвышение невысокое. Наибольшая ширина раковины 29—32 мм, длина 25—28 мм; отношение между ними 1:1. Макушечный угол 90°. На 10 мм в средней части створок насчитывается 4,5—5 ребер. Ветвление ребер в синусе и на срединном возвышении и иногда на боковых частях створок.

Описание. По своим внешним очертаниям описываемые экземпляры отличаются большей вздутостью обеих створок, более резко выраженной треугольностью раковины по сравнению как с Brachythyrina pinguisiformis, так и с описываемым ниже его вариететом; треугольность раковины выражена резче благодаря более резкому и угловатому выступу лобного края. Ушки еще меньше заметны у данных форм, чем у представителей основного вида. Макушка брюшной створки более округлая и тупая, а конец макушки так же мало загнут, как у Brachythyrina pinguisiformis. Значительно вздутая брюшная створка делает округленный изгиб как в продольном, так и в поперечном направлении (фиг. 10). Синус не такой плоский, как у Brachythyrina pinguisiformis, а также не такой резкий, как у описываемого ниже другого его вариетета; у Brachythyrina pinguisiformis var. trigonalis синус не широк, довольно глубок, имеет круто падающие скаты и узкое уплощенное дно, выполненное толстым средним ребром. Спинная створка имеет очень мало развитую макушку, чуть чуть заходящую за смычный край, и широкое округленное возвышение, более низкое в своей задней половине, чем у обеих только что названных форм, но обычно более резко вздернутое у лобного края. Ребра описываемого вариетета являются несколько более округленными, чем ребра Brachythyrina pinguisiformis. Наиболее резко бросающимися в



Фиг. 10. Brachythyrina pinguisiformis var. trigonalis, sp. et var. n. Профиль раковины с обеими створками

Fig. 10. Profile of a shell with both valves



Фиг. 11. Brachythyrina pinguisiformis var. lata sp. et var. n.: *a* — профиль раковины с обеими створками; *b* — вид той же раковины со стороны ареи

Fig. 11. *a* — profile of a shell with both valves; *b* — area view of the same shell

глаза особенностями ребристости рассматриваемого вариетета являются широкое среднее ребро в синусе и склонность ребер на боковых частях створок к ветвлению.

Микроскульптура. По условиям сохранности на экземплярах данной формы можно увидеть только неясные концентрические поперечные полоски.

Таблица измерений Brachythyrina pinguisiformis var. trigonalis sp. et var. n.

Размеры, в мм	Экз. 13, голотип	Экз. 14	Экз. 1739	Экз. 1740	Экз. 15
Длина смычного края	Ок. 30	30	26	29	30
Наибольшая ширина раковины	31	На смычном крае	30	30	На смычном крае
Длина раковины	28	26	Ок. 28	—	27
Расстояние от конца макушки до лобного края по изгибу брюшной створки	42	38	40	—	41
Высота ареи	3—3,5	2	2,5	3	4
Наибольшая ширина синуса	10	10	13	12	13
Наибольшая выпуклость брюшной створки	11	10	9	12	11
Ребер в синусе	6	5	—	5	5
Ребер с каждой стороны от синуса, ясно различимых	8	9	8	7	8
Неясно различимых ребер	3—4	1—2	3—4	2—3	1—2
Ребра на 10 мм в средней части створки	4,5—5	5	5	4	5
Макушечный угол	90°	90°	—	—	90°
Отношение ширины к длине	1,1	1,1	1,0	—	1,1
Отношение длины к расстоянию от конца макушки до лобного края по изгибу брюшной створки	0,5	0,6	0,7	—	0,6
Отношение наибольшей выпуклости брюшной створки к длине смычного края	0,37	0,36	0,34	0,4	0,37

Внутреннее строение описываемого варьетета вполне соответствует тому, что наблюдается у Brachythyrina pinguisiformis. Зубные пластины отсутствуют, по краям дельтириального отверстия имеются небольшие гребни.

Возрастные изменения. В молодом возрасте представители описываемого варьетета имели округленные кардинальные углы, маленький выступ лобного края в области синуса и были вытянуты в поперечном направлении.

Изменчивость. У данных форм варьированию подвергаются: толщина складок, степень вздутости створок и степень развития склонности складок к ветвлению на боковых частях створок. Экземпляры с более плоскими складками и округленным синусом приближаются к типичным Brachythyrina pinguisiformis; наоборот, экземпляры с мало вздутыми створками и более резким синусом связывают данный варьетет с Brachythyrina pinguisiformis var. lata. Но при этом и у тех, и у других экземпляров сохраняются выделяющееся по толщине среднее ребро в синусе и постоянное отношение ширины к длине.

Замечания. В описании Sp. trigonalis var. ultima Швецов пишет: «Среднее ребро в синусе выделяется гораздо резче, чем у var. typica». Эти слова, несомненно, относятся именно к данному варьетету. Рисунка, который бы соответствовал этому варьетету, в таблице Швецова нет; изображенные автором экземпляры, относимые им к Sp. trigonalis var. ultima, не обладают выделяющимся средним ребром.

Распространение. Brachythyrina pinguisiformis var. trigonalis встречается в тех же слоях и в тех же пунктах, что и Brachythyrina pinguisiformis. Наряду с последним его можно считать характерным ископаемым толщи $C_1^{srp.\ pt.}$.

Местонахождение. Сахаровидные известняки: Паденка, 6 экз. (А. И.); Лужа против Пирогова, 2 экз. (Т. С.); Лужа (лев. берег) у Кременского, 7 экз. (Т. С.); Протва у Потресова, 1 экз. (Т. С.); Лужа (правый берег) у Кременского, 1 экз. (Т. С.). Всего 17 экз.

Brachythyrina pinguisiformis var. lata sp. et var. n.

Диагноз. Раковина с почти одинаково выпуклыми обеими створками; ширина ее превосходит длину. Наибольшая ширина лежит на смычном крае или вблизи от него. Довольно широкий, глубокий остродонный синус и широкое невысокое срединное возвышение. Ребра довольно тонкие, округленно-плоские. Наибольшая ширина 30 мм, длина 25 мм; отношение между ними 1,2. Макушечный угол 85°. Ребер в синусе 7; ребер на 10 мм 6—7. Ветвление ребер резко выражено как в синусе и на срединном возвышении, так и на боковых частях створок.

Описание. Брюшная створка меньше выпукла, чем у Brachythyrina pinguisiformis; спинная по выпуклости почти равняется брюшной (фиг. 11, *a* и *b*); ушки так же слабо выражены, как у представителей основного вида; выступ лобного края в области синуса не угловатый, а округленный и более широкий. Раковина немного вытянута в поперечном направлении. Узкая макушка брюшной створки оканчивается тонким, сильно загнутым носиком. Синус отличается большей шириной, более значительной глубиной и имеет не уплощенное, а остродонное поперечное сечение. Арея так же низка у описываемой разновидности, как и у основной формы, и не отличается от этой последней по своей конфигурации. На ее поверхности такие же широко расставленные и грубые поперечные бороздки.

В спинной створке макушка у рассматриваемой формы несколько сильнее развита. Срединное возвышение относительно более широкое, чем у Brachythyrina pinguisiformis, и еще меньше поднимается над общей поверхностью створки. Ребра описываемого вариетета менее широкие, чем у основной формы, и более округленные. В отношении ветвления ребер наблюдается резкое отличие описываемого вариетета — у него ветвление сильно развито в синусе и на срединном возвышении, а изредка и на боковых частях створок. Разделяющие вторичные бороздки начинаются с задней трети створки и до переднего края не приобретают нормальной глубины; они делят ребра обычно не как раз наполовину, а отделяют одну более широкую, а другую более узкую ветвь. Вследствие более слабой выраженности вторичных бороздок ребра группируются попарно.

В отношении микроскульптуры, внутреннего строения и возрастных изменений описываемые формы не отличаются от Brachythyrina pinguisiformis.

Распространение. Brachythyrina pinguisiformis var. lata является редкой формой протвинских слоев; она встречается в тех же слоях сахаровидных известняков и в тех же пунктах, что и Brachythyrina pinguisiformis.

Местонахождение. Лужа против Пирогова, 2 экз. (Т. С.); Пироговский овраг, 2 экз. (Т. С.). Всего 4 экз.

Заключение

Описанные формы представляют собой главную составную часть фауны спириферид протвинского времени в южной части Подмосковного бассейна. Эта фауна вообще бедна и однообразна. Кроме брахитирин, в известняках протвинской толщи встречаются (Семихатова, 1941) лишь совершенно единичные экземпляры отдельных видов группы Spirifer

pseudotrigonalis Semich. (Spirifer pseudotrigonalis var. furcata Semich., Spirifer sulomaensis Semich.). Как видно из приведенного выше описания, большим однообразием характеризуется и группа Brachythyrina pinguisiformis, представленная всего одним видом и двумя разновидностями; но по числу экземпляров именно эта группа занимает господствующее положение среди скудной фауны спириферид протвинского времени.

Появление в протвинской толще рода Brachythyrina, не известного из подлежащих слоев, резко отличает фауну этой толщи и как будто дает основание говорить о возможности проведения какой-то естественной границы геологической истории между нижне- и верхнесерпуховскими слоями[1]. Однако появление рода Brachythyrina не было внезапным; основные признаки этого рода постепенно развивались на протяжении тарусского и стешевского времени в группе Spirifer pseudotrigonalis. В этой группе наблюдается постепенное редуцирование зубных пластин, носившее на протяжении нижнесерпуховского времени неустойчивый, колеблющийся характер (Семихатова, 1941) и не доходившее до того полного исчезновения зубных пластин, которое характерно для рода Brachythyrina. Род Brachythyrina тесно связан с группой Sp. pseudotrigonalis тарусского и стешевского времени не только постепенностью изменений признаков внутреннего строения, но и некоторыми общими наружными чертами (общая форма раковины, выступание среднего ребра в синусе у некоторых брахитирин).

Таким образом, результаты изучения спириферид дают некоторые основания отделять верхнюю часть серпуховской свиты (так же, как и ее нижнюю часть; Семихатова, 1941) в отношении геологического возраста от нижележащих визейских отложений. Но, ввиду чрезвычайной скудости фауны спириферид в верхнесерпуховских слоях, в отношении геологического возраста этих слоев этот вывод может иметь лишь ориентировочное значение; вопрос о возрасте протвинской толщи будет решен лишь на основании сопоставления результатов изучения всех групп организмов, известных из этих слоев.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступило
22.V.1940

ЛИТЕРАТУРА

Иванов А. П., К систематике и биологии р. Spirifer Sow. и о некоторых брахиоподах C_2 и C_3 Московской губ., Бюлл. Моск. о-ва исп. прир., отд. геол., т. III (№ 1—2), Нов. сер., т. XXXIII, 1925.

Наливкин Д. В., группа Spirifer anossoffi Vern. и девон Европейской части СССР. Зап. Минер. о-ва, 2-я сер., ч. LIV, 1925.

Сарычева Т. Г., Нижнекаменноугольные продуктиды Подмосковного бассейна (Роды Striatifera, Linoproductus и Cancrinella), Тр. Палеоз. ин-та, т. VI, вып. 1, АН СССР, 1937.

Семихатова С. В., Материалы по систематике сем. Spiriferidae King., Тр. Всес. геол.-разв. объед., вып. 37, 1934.

Семихатова С. В., Материалы к стратиграфии нижнего и среднего карбона Европ. части СССР, Бюлл. Моск. о-ва исп. прир., отд. геол., т. XIV, 3, 1936.

Семихатова С. В., Группа Spirifer trigonalis Mart. в надугленосных слоях нижнего карбона Подмосковного бассейна, Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. XII, вып. 3, 1941.

[1] В литературе указывается нахождение одного представителя Brachythyrina в нижнем карбоне, а именно в кыновском известняке, подстилающем угленосные отложения нижнего карбона в некоторых районах северного Урала (Фредерикс, 1929, стр. 104, табл. XX, фиг. 14). Однако эта форма, по указанию самого автора, «является настолько отличной от всех до сих пор известных Brachythyrinae, что ее можно было бы выделить под особым названием», если бы этому не препятствовало недостаточное количество материала (одна неполная брюшная створка). Я не считаю возможным относить этот экземпляр к роду Brachythyrina ввиду явственных отличий его в отношении внутреннего строения.

Сокольская А. Н., Брахиоподы основания подмосковного карбона, ч. I, Spiriferidae, Тр. Палеонт. ин-та АН СССР (в печати).
Толмачев И. П., Нижнекаменноугольная фауна Кузнецкого угленосного бассейна, ч. I, Матер. по общ. и прикл. геол., вып. 25, 1924.
Фредерикс Г. Н., Таблица для определения родов сем. Spiriferidae King, Изв. АН СССР, 1926.
Фредерикс Г. Н., Фауна кыновского известняка на Урале, Изв. Геол. ком., т. XLVIII, вып. 3, 1929.
Циттель К., Основы палеонтологии, Горгеонефтиздат, 1934.
Швецов М. С., Спириферы нижнего отдела тульско-калужского карбона, Бюлл. моск. о-ва исп. прир., отд. геол., т. III, № 1—2, Нов. сер., т. XXXIII, 1925.
Davidson Th., A Monograph of British fossil Brachiopoda, Part V, Carboniferous Brachiopoda, Trans. Paleont. Soc., vol. II, London, 1858—1863.
Dunbar Carl and Condra G. E., 1932, Brachiopoda of the Pennsylvanian system in Nebraska, Nebraska Geol. Surv., Bull. 5, Sec. ser., 1914.
Hall J., Palaeontology of Iowa, Report on the geol. Surv. of the State of Iowa, vol. 1, 2, Palaeontology, 1858.
Hall James and Clarke John, Introduction to the study of genera of Palaeozoic Brachiopoda, Part II, Geol. Surv. of the State of New York Palaeontology, vol. VIII, 1894.
Koninck L., Faune du calcaire carbonifère de la Belgique, т. XIV, sixième partie, Brachiopodes, Bruxelles, 1887.
McCoy F., Synopsis of the characters of Carboniferous Limestone Fossils of Ireland, London.
Weller St., The Mississippian Brachiopoda of the Mississippi Valley Basin, Illinois State Geol. Surv., Mon. I, Urbana, 1914.

S. V. SEMICHATOVA. ON SOME *SPIRIFERIDAE* FROM THE LOWER CARBONIFEROUS

SUMMARY

The fauna of spirifers in the Tula beds of the Okian series (Lower Carboniferous) in the southern part of the Moscow Basin is not rich nor diversified. It is represented almost entirely by one group of *Spirifers* namely that of *Spirifer ustyensis* sp. n., which includes the following forms: *Sp. ustyensis*, *Sp. ustyensis* var. *vulgaris*, *Sp. ustyensis* var. *rotundata*. Besides this group the Tula fauna contains only one species of *Spirifers* — *Spirifer ovalis* Phill., very scarcely represented. All these forms are to be met with only in the Tula beds and do not pass into the overlying beds.

The group of *Sp. ustyensis* approaches in external features the group of *Spirifer tornacensis* Kon., especially some representatives of this group, known from the Moscow Basin and from the Kuznetsk Basin.

The considerable percentage of immature individuals among the representatives of the group of *Sp. ustyensis* denotes that the conditions prevailing in our region in Tula time were not favourable for their development.

The representatives of the genus *Brachythyrina* Fredericks were known in U. S. S. R. to occur in Middle and Upper Carboniferous deposits. The author describes a few of the representatives of this genus from the upper part of Lower Carboniferous deposits in Moscow Basin, namely from the uppermost part of Serpukhovian beds. These forms constitute a small group (group of *Brachythyrina pinguisiformis*) consisting of one species and two varieties closely connected with each other.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÊMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1—2, 1942 Classe des sciences biologiques

М. И. ШУЛЬГА-НЕСТЕРЕНКО

ОЧЕРК СТРАТИГРАФИЧЕСКОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ КАМЕННОУГОЛЬНЫХ МШАНОК ПОДМОСКОВНОЙ КОТЛОВИНЫ

(*Представлено академиком* **А. А. Борисяком**)

Задачей настоящего краткого очерка является подведение итогов исследования обширного материала, который накопился в результате двухлетней обработки мшанок Подмосковной котловины. Работа велась в Палеонтологическом институте Академии Наук СССР по материалам, собранным в разное время рядом геологов и палеонтологов.

Сюда вошли многолетние сборы А. П. Иванова, Е. А. Ивановой, Т. Г. Сарычевой, А. И. Сокольской, Т. А. Добролюбовой, Р. Ф. Геккера, З. А. Богдановой, В. А. Котлукова и др.

Обработкой охвачены мшанки 14 горизонтов карбона, начиная с чернышинской свиты и кончая омфалотроховым горизонтом. Около 140 видов весьма неравномерно распределяются в отложениях этих горизонтов, из которых одни заключают обильные комплексы форм, другие содержат лишь 4—5 видов. В настоящее время описана и исчерпывающе изучена пока только половина, остальные определены и частично (Fenestellidae) описаны.

Стратиграфическое распределение мшанок дано на основе изучения истории Подмосковного бассейна, его развития, произведенного для C_I — М. С. Швецовым, для C_{II} — C_{III} — Е. А. Ивановой. На основе этих работ в нашей столь краткой сводке дается освещение физико-географических особенностей бассейна каждого времени, для того чтобы наметить соотношение мшанковых фаун с фациями, в которых они найдены, и подойти хотя бы в первом приближении к вопросу о связи данных организмов со средой.

Основными работами, которые кратко освещают историю бассейна, являются две последние сводки: 1) М. С. Швецова «История московского каменноугольного бассейна в динантскую эпоху» (1938) и 2) Е. А. Ивановой «К биостратиграфии среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины» (рукопись, 1939). Эти работы дают достаточно четкую характеристику литологии и отчасти фауны бассейна, хотя в отношении последней опираются главным образом на более хорошо изученных брахиопод. Что касается мшанок, то о них имеются обычно лишь упоминания без видовых и родовых определений. Между тем несомненно, что определенные комплексы видов мшанок приурочены к определенным горизонтам карбона (табл. 1, 2 и 3), в большинстве случаев с очень малым числом переходящих форм. Последнее обстоятельство связано, конечно, с тем, что материал изучен еще не до конца, а также с наличием пробелов вследствие случайностей в коллектировании.

В общем чаще всего породой, насыщенной мшанками, является мелкозернистый детритусовый известняк, хотя имеются находки мшанок, и

Таблица 1

Распространение мшанок по горизонтам нижнего карбона Подмосковного бассейна

Возраст	Комплексы фауны по горизонтам	Горизонты / Название видов	Чернышинский C_I^{tsch}	Продуктивный C_I^{ch}	Тульский C_I^{tl}	Алексинский C_I^{al}	Михайловский C_I^{mkh}	Веневский C_I^{vn}	Тарусский C_I^{tr}	Стешевский C_I^{st}	Протвинский C_I^{prt}
Серпуховская свита	Протвинский	Fenestella protvensis sp. n.									+
		Fen. schwetzovi sp. n.									+
		Fen. serpuchovensis sp. n.									+
		Septopora cesteriensis Prout.									+
		Septopora subquadrans Ulr.									+
		Septopora sp. n. № 3									+
		Rhombopora sp. n.									+
		Nikiforovella nana sp. n.									+
		Fistulipora aff. djebaglinica Nikif.									+
	Стешевский	Fenestella exigua Ulr.								+	
		Fen. aff. rudis Ulr. var. major Nikif.								+	
		Fen. limbata Foerste								+	
		Fen. cesteriensis Ulr. var. turkestanica Nikif.								+	
		Fen. multispinosa Ulr. var. karakubensis Nikif.								+	
		Fen. multispinosa Ulr. var. nov.								+	
		Fen. paradoxa sp. n.								+	
		Fen. subvirgosa sp. n.								+	
		Fen. praeforaminosa sp. n.								+	
		Fen. praeforaminosa sp. n. var. erkovae var. n.								+	
		Fen. bordukovensis sp. n.								+	
		Fen. serratula Ulr. var. mosquensis var. n.								+	
		Polypora cesteriensis Ulr.								+	
		Pol. sibirica Janisch.								+	
		Septopora bordukovensis sp. n.								+	
		Goniocladia sp.								+	
		Ramiporella? sp. n.								+	
		Sulcoretepora sp. n.								+	
		Rhombopora sp. n.								+	
		Rhabdomeson schischovae sp. n.								+	
		Tabulipora sp. n.								+	
		Fistulipora minor McCoy var. irregularis Nekh.								+	
		Fistulipora bordukovensis sp. n.								+	
	Тарусский	Fenestella sarytschevae sp. n.							+	+	
		Fen. benskyensis sp. n.							+	+	
		Fen. volajaensis sp. n.							+		
		Fen. neroutschensis							+		
		Fen. taroussensis sp. n.							+		
		Fen. filiformis sp. n.							+	+	
		Polypora sp. ind.							+		
		Septopora veberi Nikif.							+		
		Tabulipora sp. n.							+		
Окская свита	Веневский	Fenestella polyporata Phillips.						+			
		Fen. venevensis sp. n.						+			
		Fen. chotoschinensis sp. n.						+			+
		Pinnatopora vinei Ulr.						+			

Таблица 1 (продолжение)

Возраст	Комплексы фауны по горизонтам	Горизонты / Название видов	Чернышинский C_I^{tsch}	Продуктивный C_I^{ch}	Тульский C_I^{tl}	Алексинский C_I^{al}	Михайловский C_I^{mkh}	Веневский C_I^{vn}	Тарусский C_I^{tr}	Стешевский C_I^{st}	Протвинский C_I^{pr}
Окская свита	Михайловский	Fenestella michajlovensis sp. n.					+				
		Fen. multispinosa Ulr.					+				
		Petalotrypa sp.					+				
		Fistulipora sp.					+				
	Алексинский	Fenestella compressa Ulr.				+					
		Fen. okensis sp. n.				+					
		Fen. alexinensis sp. n.				+					
		Fen. pseudocingulata sp. n.				+					
		Fen. stuckenbergi Nikif. var. reversinodata var. n.				+					
Тульская свита	Тульский	Fenestella serratula Ulr. var. asiatica Nikif.			+						
		Fen. toulensis sp. n.			+						
		Ascopora primitiva sp. n.			+						
Продуктивная свита		Мшанки отсутствуют									
Чернышинская свита	Чернышинский	Fenestella stuckenbergi Nikif.		+							
		Fen. sokolskyae sp. n.		+							
		Fen. pseudorudis sp. n.		+							
		Fen. tschernyschinensis sp. n.		+							
		Fen. tscherepetiensis sp. n.		+							

иногда обильные, и в глинистых породах, и в мергелях. Наиболее редки мшанки в доломитах, что частично связано с перекристаллизацией и часто полным исчезновением их скелетов в этих породах. Наиболее частыми спутниками мшанок в детритусовом осадке являются членики криноидей, фораминиферы и брахиоподы; кораллы и другие группы организмов реже сопутствуют мшанкам. Бо́льшая часть материала имеет хорошую сохранность и позволяет произвести микроскопическое изучение мшанок с исчерпывающей полнотой.

Как показывают наши списки, имеется большое число новых видов. На это приходится смотреть как на неизбежное явление, потому что подмосковные мшанки впервые планомерно изучаются с применением микроскопического метода. Имеющиеся в печати работы или давали описание почти без микроскопического изучения форм (М. А. Болховитинова, 1915), или касались немногих, случайных находок (А. И. Никифорова, 1938).

По тем же причинам в этой работе пока не сделано полного сопоставления каменноугольных мшанковых фаун Подмосковного бассейна с фаунами других бассейнов, даже столь близких, как Донецкий. Для последнего А. И. Никифоровой изучен средний и нижний карбон и остается неизученным верхний. Для Урала и Тимана микроскопически изучено небольшое число находок каменноугольных форм. Отмечаемое

нами несколько раз присутствие нижнекаменноугольных донецких видов в комплексах подмосковных форм является лишним подкреплением известной связи Подмосковного и Донецкого бассейнов.

Таблица 2

Распространение мшанок по горизонтам нижнего карбона в северном крыле Подмосковного бассейна

Возраст	Комплекс фауны по горизонтам	Горизонты / Название видов	Толща «a»	Толща «b»	Толща «c»
Серпуховская свита	Комплекс толщи «c» стешевской	Fenestella serratula Ulr. var. mosquensis var n.			+
		Fen. praeforaminosa sp. n.			+
		Fistulipora sp. n.			+
	Комплекс толщи «b» тарусской	Fenestella compressa Ulr.		+	
		Fen. tenax Ulr.		+	
		Fen. sarytschevae sp. n.		+	+
		Fen. donaica Lebed. var. minor. Nikif.		+	
		Fen. donaica Lebed. var. major Nikif.		+	
		Fen. pseudofiliformis sp. n.		+	
		Fen. neroutschensis sp. n.		+	
		Fen. filiformis sp. n.		+	+
		Fen. selistschensis sp. n.		+	
		Fen. kotlukovi sp. n.		+	
		Pinnatopora youngi Ulr.		+	
		Pinnatopora cf. flexicarinata Young and Young		+	
		Rhabdomeson heckeri sp. n.		+	
Окская свита	Комплекс толщи «a» алексинской	Fenestella alexinensis sp. n.	+		
		Fen. pseudocingulata sp. n.	+		
		Fen. aff. rudis Ulr.	+		
		Fen. subprotvensis sp.	+		

Сопоставление фауны подмосковного нижнего карбона с соответственной фауной Туркестана (работы А. И. Никифоровой, 1927 и 1933), также с фауной турне Таласского Ала-Тау (работа Никифоровой, еще не опубликованная) показало, что, за исключением немногих общих видов, по существу мы имеем в Азии какие-то иные биологические провинции. Комплексы форм мшанок, характеризующих эти провинции, отличаются иными видами и присутствием родов, чуждых Подмосковному бассейну. Эволюция некоторых групп (например, Fenestellidae) приводит там к возникновению своеобразно специализированных видов, представители которых у нас не известны.

Явившаяся недавно возможность сопоставить коллекцию нашего среднего карбона с мшанками среднего карбона северо-восточного Прибалхашья, только что описанными В. П. Нехорошевым, также показала, что комплексы видов наших и казахстанских различны. Кроме того, у нас представлено несколько родов, отсутствующих в Прибалхашье, и наоборот. Там найдено значительное число архаичных видов Fenestella и совместно с ними более высоко стоящие формы, тогда как у нас особенно представлены в соответственных группах формы промежуточные в эволюционном отношении.

Таблица 3

Распространение мшанок по горизонтам среднего и верхнего карбона Подмосковного бассейна

Возраст	Комплексы фауны по горизонтам	Горизонты / Название видов	Верейский C_{II}^1	Каширский C_{II}^2	Подольский C_{II}^3	Мячковский C_{II}^4	Тегулифериновый C_{III}^0	Омфалотроховый C_{III}^1
Верхний, Уральский отдел карбона C_{III}	Омфалотроховый	Fenestella spinulosa Condra						+
		Fen. cf. retiformis Schloth. var. lunaris Sch.-Nest.						+
		Fen. praemagna sp. n.						+
		Fen. veneris Fischer var. nov. № 1						+
		Fen. praebasleoensis sp. n.						+
		Fen. supercarbonica sp. n.						+
		Fen. praevirgosa sp. n.						+
		Fen. gjelensis sp. n.						+
		Fen. subrhomboidea sp. n.						+
		Archimedes kovrovensis sp. n.						+
		Polypora krasnopolskyi Stuck.						+
		Pol. subornamentata sp. n.						+
		Pol. gjelensis sp. n.						+
		Pol. cf. cyclopora Eichw.						+
		Pol. subborealis sp. n.						+
		Goniocladia pulchra Sch.-Nest. var. n.						+
		Rhombopora diaphragmata sp. n.						+
		Rhabdomeson procerum Moore						+
		Ascopora nodosa Fischer var. n.						+
		Nematopora ivanovi sp. n.						+
		Rhombotrypella composita Nikif.						+
		Rhombotrypella composita Nikif. var. n. № 2						+
		Tabulipora maculosa Nikif.						+
		Fistulipora carbonaria Ulr.						+
		Fistulipora wentzeli sp. n.						+
	Тегулифериновый	Fenestella veneris Fischer					+	
		Fen. bifurcata Fischer var. n. № 1					+	
		Fen. ivanovi sp. n.					+	
		Fen. subvischerensis sp. n.					+	
		Fen. dvinensis sp. n.					+	
		Polypora subbiarmica sp. n.					+	
		Pol. helenae sp. n. var. abundans v. n.					+	
		Septopora medvedkensis sp. n.					+	
		Pinnatopora punctata sp. n.					+	
		Pinnatopora trilineata Meek.					+	+
		Rhabdomeson rhombiferum Phillips.					+	
		Rhombopora riasanensis sp. n.					+	
		Ascopora muromensis sp. n.					+	
		Clausotrypa sp.					+	
		Rhomboporella tipica Bassl.					+	
		Rhombotrypella primitiva sp. n.					+	
		Rhombotrypella sp. n.					+	
		Fistulipora operculata sp. n.					+	
	Мячковский	Fenestella combinata sp. n.				+		
		Fen. hemiseptata sp. n.				+		
		Fen. miatschkovensis sp. n.				+		
		Fen. loucinensis sp. n.				+		

Таблица 3 (продолжение)

Возраст	Комплексы фауны по горизонтам	Горизонты / Название видов	Верейский C_{II}^1	Каширский C_{II}^2	Подольский C_{II}^3	Мячковский C_{II}^4	Тегулифериновый C_{III}^0	Омфалотроховый C_{III}^1
Средний, Московский отдел карбона C_{II}	Мячковский	Archimedes mosquensis sp. n.				+		
		Archimedes bolkhovitinowae sp. n.				+		
		Ascopora nodosa Fischer				+	+	+
		Rhombotrypella dvinensis sp. n.				+		
		Meekopora sellaeformis (Traut.)				+		
		Fistulipora elegans sp. n.				+		
	Подольский	Fenestella bifurcata Fischer var. n. № 2			+			
		Fen. podolskyensis sp. n.			+			
		Fen. oxovensis sp. n.			+	+		
		Fen. praecavifera sp. n.			+			
		Polypora praeornamentata sp. n.			+	+		
		Pol. helenae sp. n.			+			
		Pol. ulitinensis sp. n.			+			
		Ascopora stschurovensis sp. n.			+			
		Sulcoretepora graciosa sp. n.			+			
		Rhomboporella mesoporata sp. n.			+	+		
		Fistulipora distincta sp. n.			+	+		
		Fistulipora moorei sp. n.			+	+		
	Каширский	Fenestella bifurcata Fischer		+	+	+		
		Fen. kaschirensis sp. n.		+				
		Fen. constanta sp. n.		+	+	+	+	
		Polypora martis Fischer		+			+	
		Pol. volgensis sp. n.		+				
		Sulcoretepora sp. n.		+				
		Tabulipora beralica Nikif. var. n.		+				
		Lioclema sp.		+				
	Верейский	Polypora verejensis sp. n.	+					
		Nikiforovella sandrae sp. n.	+					
		Tabulipora aljutovensis sp. n.	+					
		Rhombotrypella sp. n.	+					

Почти полная неизученность микроскопическим методом мшанок карбона в зарубежных странах еще более мешает корреляции. Во всех случаях, где иностранным автором давалось изображение мшанок в шлифе, мы решались на отождествление некоторых видов, но таких случаев было немного.

Стратиграфическое расчленение осадков подмосковного карбона дано по последним схемам М. С. Швецова (1938) и Е. А. Ивановой (1939).

Прилагаемые колонки с распределением мшанок скопированы, благодаря любезному разрешению Е. А. Ивановой, из ее вышеупомянутой работы, еще не вышедшей из печати. Только в левом столбце «Главнейшая фауна» списки брахиопод заменены списками мшанок.

Табл. 1—3 распространения мшанок по горизонтам построены по особому принципу, имеющему целью дать наибольшую наглядность изображения вместо трафаретного и невыразительного списка форм по алфавиту,

как принято во многих работах. Проглядывая комплексы форм начиная с самого нижнего горизонта в левом столбце, мы видим отмеченное крестиками расположение их в данных горизонтах, выписанных слева направо в правом столбце. Виды, переходящие в вышележащие горизонты, больше не повторяются в соответственном вышележащем комплексе форм, но получают добавочный крестик справа в столбце данного горизонта. Благодаря такому способу изображения получается, с одной стороны, весьма наглядная «стратиграфическая лестница», а с другой — такое же наглядное изображение движения форм во времени.

C_I, верхний турне

Чернышинская свита C_I^{tsch}

В южном крыле Подмосковного бассейна отложения чернышинской свиты встречены лишь в узкой широтной полосе по рекам Серене и Черепети на протяжении 40 км. Северная граница моря, отложившего чернышинские известняки, проводится М. С. Швецовым между Тулой и Москвой (1938, стр. 58). На юге, вероятно, находилось более открытое море, откуда мигрировала обильная чернышинская фауна. Начавшееся в чернышинское время опускание бассейна вызвало сначала заполнение подмосковной котловины дельтовыми осадками впадавших с севера рек, а позже отложились толщи известняковых осадков довольно глубокого моря.

Из фауны в чернышинских известняках указываются продуктиды, спирифериды, головоногие, иглокожие и кораллы. О мшанках упоминания не имеется (М. С. Швецов, 1938), хотя они встречаются на поверхности пластов известняка нередко в виде довольно крупных сеток прекрасной сохранности, до 14 см в длину. В образцах с р. Черепети вместе с мшанками замечены, кроме средней величины брахиопод, также и трилобиты.

Светлый известняк, окружающий сетки мшанок, в шлифах имеет вид очень мелкозернистой обломочной детритусовой породы с иногда обильными эндотироидными фораминиферами, неокатанными обломками члеников криноидей, гастропод и пр.

Отсюда определены: Fenestella stuckenbergi Nikif., F. sokolskyae sp. n., Fen. pseudorudis sp. n., Fen. tschernyschinensis sp. n. и Fen. tscherepetiensis sp. n. Приведенный комплекс характеризуется наличием одного только рода Fenestella, хотя и представленного сравнительно большим числом видов. Все они отличаются специфическими особенностями и не родственны между собой. Создается впечатление, с одной стороны, некоторой бедности мшанковой фауны в чернышинских слоях, с другой — наличия каких-то условий среды, весьма благоприятных для некоторых видов.

C_I, визе нижний и средний

Продуктивная свита C_I^h

Мшанки до сих пор в этой толще найдены не были. Причиной этого являются, несомненно, неблагоприятные условия сохранности морских организмов, в особенности тонких скелетов мшанок.

Тульская свита C_I^{tl}

Отложения тульской свиты представлены песками, глинами и известняками в чрезвычайно прихотливом чередовании, при постоянном колебании мощности тех и других отложений и выклинивании их. Известняки, как и глины, имеют иногда обильную фауну, но самые комплексы фауны распределены очень неравномерно и сменяют друг друга то в верхах, то в низах свиты.

В течение тульского времени происходили несколько раз колебания уровня бассейна, приводившие к кратковременным его осушениям (М. А. Болховитинова, А. Э. Ульмер).

В общем осадки тульского времени заняли значительно бо́льшие пространства, чем это имело место во время предыдущих трансгрессий динанта, и глубина моря, особенно на южном крыле, была значительна.

Мшанки были доставлены из одного только пункта Подмосковного бассейна, а именно из глины b^1 Клинского оврага (Бобриковский район). Шлифы удалось получить только при помощи глицерина, так как порода расплывалась в воде.

В шлифе порода оказывается заметно ожелезненной и обнаруживает примесь к глине рыхлого известнякового детритуса, в котором большую роль играют мелкие членики криноидей и обрывки прутиков мшанок.

Отсюда определены: Fenestella serratula Ulr. var. asiatica Nikif., Fen. tulensis sp. n. и Ascopora primitiva sp. n. Последняя форма настолько хорошо сохранилась, что на объекте видны в лупу мелкие шипы, сидящие на акантопорах.

Отсутствие мшанок в известняках, кроме неблагоприятных случайностей при сборе фауны, может быть объяснено, с одной стороны, значительными глубинами тульского моря, неблагоприятными для жизни мшанок, с другой — процессами диагенеза осадков, при которых хрупкие кальцитовые колонии могли быть растворены. Обедненность приведенного комплекса может также быть связана и с особенностями глинистой фации, в которой найдены мшанки. Глина во многих случаях является весьма невыгодной породой для сохранения мшанок.

Приведенный список интересен в том отношении, что Fenestella serratula Ulr. var. asiatica Nikif., описанная А. И. Никифоровой из C_1 (верхи турне) Таласского Ала-Тау, является одним из немногих общих видов нашего и азиатского карбона. До сих пор наличие некоторых общих видов мшанок устанавливалось только в нижнем карбоне Донецкого бассейна и Средней Азии по работам Никифоровой (1927, 1933).

Другим интересным фактом является нахождение в тульских слоях рода Ascopora, который известен из среднего и верхнего карбона Подмосковного бассейна, а в низах его до сих пор обнаружен не был.

Окская свита

Окская свита подразделяется на три толщи, считая снизу: алексинскую, михайловскую и веневскую. Каждая из них характеризуется особым ей присущим комплексом осадков в связи с особенностями физико-географического режима бассейна. В то же время в отложениях всех трех толщ присутствуют сходные разности известняковых пород. М. С. Швецов (1938, стр. 75—76) различает четыре типа этих известняков и характеризует каждую из толщ окской свиты особой комбинацией указанных им типов.

I тип. Известняки твердые, серые. Представлены двумя разностями. Известняки первой разности состоят из мелких обрывков скелетных частей разных организмов с примесью мелких фораминифер. Наиболее глубоководная разность. Известняки второй разности слагаются крупными фораминиферами с примесью других организмов и известковых водорослей. Крупные раковины брахиопод здесь находят целыми и в естественном положении.

II тип. Неясно микрослоистые известняки, слагаются преимущественно из удлиненных обломков раковин, расположенных по слоистости породы.

III тип. Пятнистые известняки, образующие массивные слои. Слагаются двумя разностями: пятна состоят из породы I типа, а основная масса из известняка II типа. Известняки III типа рассматриваются как

Фиг. 1. Стратиграфическое распределение мшанок в среднем, Московском отделе карбона
(Разрез по данным Е. А. Ивановой 1939 г.)

Отдел	Горизонт	Фауна главнейшая	Литология
Средний, Московский отдел карбона C_{II}	C_{II^4} Мячковский горизонт	Fenestella constanta sp. n., F. hemiseptata sp. n., F. miatschkovensis sp. n., F. constanta sp. n., F. loucinensis sp. n., Archimedes mosquensis sp. n., Ar. bolkhovitinovae sp. n., Ascopora nodosa (Fischer), Meekopora sellaeformis (Traut.) Ascopora nodosa (Fischer), Meekopora sellaeformis (Traut.), Fistulipora distincta sp. n.	
	C_{II^3} Подольский горизонт	Fenestella praecavifera sp. n., Polypora ulitinensis sp. n., Ascopora stschurovensis sp. n. Fenestella bifurcata Fischer, F. podolskyensis sp. n., F. constanta sp. n., Polypora praeornamentata sp. n., P. helenae sp. n., Rhomboporella mesoporata sp. n., Sulcoretepora graciosa sp. n., Fistulipora moorei sp. n., Fist. distincta sp. n.	
	C_{II^2} Каширский горизонт	Fenestella bifurcata Fischer, F. kaschirensis sp. n., F. constanta sp. n., Polypora martis Fischer, F. volgensis sp. n. и Tabulipora beralica Nikif. var. nov.	
	C_{II^1} Верейский горизонт	Polypora vereyensis sp. n., Nikiforovella sandrae sp. n., Tabulipora aljutovensis sp. n.	
	C_1 Нижний отдел карбона		

Масштаб вертикальный
4 2 0 2 4 6 м

известняки
Известняки обломочно-фораминиферов.
Известняки водорослевые
Доломиты
Мергеля
Глины (часто-мергелистые)
Пески и песчаники
Гальки

Фиг. 2. Стратиграфическое распределение мшанок в верхнем, Уральском отделе карбона
(Разрез по данным Е. А. Ивановой 1939 г.)

	Фауна главнейшая		Литология
Верхний, Уральский отдел карбона — C_{III}	$C_{III_3^2}$	Швагерины	?
	Омфалотроховый горизонт C_{III^1} (Гжельский)	Archimedes kovrovensis sp. n. Fenestella praebasleoensis sp. n., F. supercarbonica sp. nov., F. gjelensis sp. n., Polypora subborealis sp. n., Pol. subornamentata sp. n., Goniocladia pulchra Sch.-Nest. var. nov., Ascopora nodosa (Fischer) var. nov., Nematopora ivanovi sp. n., Rhombotrypella composita Nikif. var. nov., Tabulipora maculosa Nikif.	
	Тегулифериновый горизонт C_{III^0}	Fenestella dvinensis sp. n., Pinnatopora trilineata Meek, Ascopora nodosa (Fischer), Asc. muromensis sp. n. Fenestella veneris Fischer, F. subvischerensis sp. n., F. bifurcata Fischer var. nov., No. 1, Rhabdomeson rhombiferum Phill., Rhombotrypella sp. n., Fistulipora sp. n. Fenestella veneris Fischer, F. ivanovi sp. n., F. bifurcata Fischer var. nov., Polypora subbiarmica sp. n., Pol. helenae sp. n. var. abundans v. n., Pinnatopora punctata sp. n., Septopora medvedkjensis sp. n., Rhabdomeson rhombiferum Phill., Rhombotrypella primitiva sp. n., Fistulipora operculata sp. n.	
	C_{II^4} Средний, московский отдел		Масштаб вертикальный 4 2 0 2 4 м

Известняки
Известняки обломочные
Глины (часто мергелистые)
Доломиты
Мергеля
Гальки

морская брекчия, образовавшаяся от частого чередования обоих типов осадка и неравномерной цементации его при сильных волнениях.

IV тип. Микрозернистые известняки, пронизанные ризоидами стигмарий. Массивные или микрослоистые, фауна отсутствует, кроме остракод и изредка гастропод. Чистые карбонатные, хотя и прибрежные, осадки.

В общем окское время ознаменовалось значительной трансгрессией моря, затоплявшего и Окско-Цнинский вал. В юго-восточных частях окского бассейна, начиная от Волги, отлагались более глубоким морем карбонатные осадки, исключительно чистые известняки, обогащенные $CaCO_3$. К западу и северу шли полосы отложений известняковых илов, на которых позже поселялись стигмарии. Еще далее к северо-западу преобладало чередование песчано-глинистых и карбонатных осадков. На самой окраине бассейна (Андома) отлагались осадки бескарбонатные.

Алексинская толща C_1^{al}

В алексинских слоях преобладают известняки I типа, состоящие из мелкого перетертого детритуса с иногда обильными фораминиферами или обломками других организмов. Известняки I типа чередуются с известняками II типа — микрослоистыми, с обломками раковин, располагающихся по слоистости.

Мшанки встречаются в породах обоих типов. В светлом, довольно рыхлом, мелкозернистом известняке I типа они имеют хорошую сохранность, обломки сеток достигают 6 см. Других ископаемых рядом с мшанками в образцах замечено не было. В известняке II типа сетки мшанок попадаются на плоскостях напластования, где порода очень глинистая и более темная. Изготовление шлифов оказалось возможным только при помощи глицерина. Мшанки найдены в юго-западной части Подмосковного бассейна на р. Серене, р. Оке, р. Болве и около Калуги.

Определены следующие виды: Fenestella compressa Ulr., Fen. okensis sp. n., Fen. alexinensis sp. n., Fen. pseudocingulata sp. n. и Fen. stuckenbergi Nikif. var. reversinodata var. n. Как показывает список, комплекс форм алексинского времени беден родами и дает преимущественно новые виды Fenestella. Наблюдается родственная связь фауны с фауной чернышинской толщи; некоторые алексинские виды филогенетически связаны с видами чернышинскими.

Окские слои Окско-Цнинского вала изучены мало, и мшанки оттуда неизвестны.

На северном крыле Подмосковного бассейна с алексинскими слоями окской свиты приходится параллелизовать часть известняковых слоев толщи «а» ленинградских геологов, преимущественно слои «a_1» и «a_2» (р. Мста — местность Витцы и д. Путлино, р. Каменка). Порода, в которой найдены мшанки, представляет собой хорошо выраженный детритусовый известняк, напоминающий I тип известняка южного крыла бассейна. В нем присутствуют те же фораминиферы, такие же неокатанные обломки других организмов. Некоторое отличие заключается только в том, что эти обломки иногда несколько более крупные, чем в соответственной разности известняка на юге. Последнее обстоятельство можно связать с тем, что в области северного крыла мы имеем в соответствующих частях морского дна осадки более прибрежные, чем на юге, где осаждался более тонкий детритус. В слоях «a_1» и «a_2» определены: Fenestella alexinensis sp. n., Fen. pseudocingulata sp. n., Fen. aff. rudis Ulr., Fen. subprotvensis sp. n., и еще недостаточно изученные новые виды. Два первых вида являются общими с южным крылом и представлены многими экземплярами.

Н. Н. Форш (1935) и М. Э. Янишевский (1935) также сопоставляют с алексинской толщей известняки толщи «a_1» и «a_2».

Михайловская толща C_1^{mkh}

В отложениях михайловской толщи, представленных преимущественно известняками с чередованием всех четырех типов пород, встречено очень мало мшанок. Содержащий их известняк, светлый, кристаллический, повидимому, относится к I типу. В мелкодетритусовом осадке обильны обломки члеников криноидей, фораминиферы и брахиоподы. Мшанки в виде очень мелких обломков, но сохранность их скелетных тканей удовлетворительная. На правом берегу р. Прони у дер. Змеинки найдена Fenestella michajlovensis sp. n., а в 9 км от гор. Михайлова Petalotrypa sp. и Fistulipora sp. На р. Оке во 2-м Некрасовском карьере найдена Fenestella multispinosa Ulr.

Каждый вид представлен единственным экземпляром, но наличие трех разных родов в столь скудном комплексе свидетельствует о том, что при каких-то более благоприятных условиях мы имели бы более обильные находки.

Возможно, однако, что многократные колебания уровня бассейна, приводившие к образованию пород лагунных фаз, были неблагоприятны для жизни мшанок, которые развивались в каких-то других частях бассейна, еще не обнаруженных исследованиями.

Еще одним, совершенно гипотетическим, объяснением бедности мшанковой фауны, возможно, является пышное развитие в михайловское время водоросли Calcifolium okense Schwetz. et Bir., присутствие которой могло быть неблагоприятным для жизни мшанок.

В филогенетическом отношении можно отметить, что Fen. multispinosa Ulr., вероятно, является родоначальной формой для некоторых вариететов этого вида в вышележащих слоях. Что касается Fen. michajlovensis sp. n., то она представляет форму, которая отчасти несет в себе смешанные признаки двух разных филогенетических ветвей Fenestella. Одна из этих ветвей начинается еще в чернышинском горизонте, а другая имеет известных представителей только в серпуховское время.

Веневская толща C_1^{vn}

Отложения веневской толщи представлены известняками I, II и особенно III типов. Порода последнего типа — особые пятнистые известняки, в которых пятна являются кусками пород I типа, а основная масса — известняк II типа.

Фауна веневских слоев беднее других слоев окской свиты. Так же как в михайловское время, здесь обильно встречается водоросль Calcifolium okense Schwetz. et Bir.

Мшанки найдены на р. Волге у села Хотошино, в известняке, вероятно, I типа. Известняк светлый, плотный, мелкозернистый; в нем не видно никаких других органических остатков, кроме мшанок и створок брахиопод, достигающих величины 3 см.

В шлифе порода представляет собой очень мелкозернистый детритусовый осадок, в который погружены не слишком мелкие обломки сеток мшанок.

В веневских слоях определены: Fenestella polyporata Phillips, Fen. venevensis sp. n., Fen. chotoschinensis sp. n. и Pinnatopora vinei Ulr. Все три вида Fenestella имеют весьма характерные оригинальные признаки и обнаруживают родственные взаимоотношения с видами из предшествовавших горизонтов. Что касается последующих отложений, то Fen. chotoschinensis sp. n. встречается снова в протвинских слоях, в отложениях той же самой фации, не обнаруживая никаких изменений своих признаков. Эта форма, возможно, является одним из членов филогенетической ветви Fen. vischerensis Nikif., развитие которой совершается в течение всего карбона.

C_I, верхний визе

Серпуховская свита

Отложения серпуховского времени делятся в Подмосковном бассейне на три последовательные толщи, идущие снизу вверх: тарусскую (C_I^{tr}), стешевскую (C_I^{st}) и протвинскую (C_I^{prt}). Они слагаются разнообразными породами, но общим признаком для всех толщ является отсутствие в них водоросли Calcifolium okense Schwetz. et Bir. (М. С. Швецов, 1938, стр. 86), столь характерной для окской свиты. Серпуховские отложения содержат обильные и разнообразные комплексы фауны, в том числе и мшанок. Отмеченное М. С. Швецовым (1932, стр. 104) почти полное исчезновение фораминифер» не подтверждается, так как в породе, сопровождающей шлифы мшанок, обнаруживается иногда обилие фораминифер.

Граница между отложениями серпуховского и окского времен очень слабо выражена. Переход от веневского горизонта к тарусскому совершается постепенно и, по М. С. Швецову (1932, стр. 104), он происходит незаметно и в петрографическом, и в палеонтологическом отношениях. Что касается мшанок, то мы наблюдаем в тарусских известняках появление ряда самостоятельных видов, не встречавшихся в нижележащих горизонтах, и ряда видов, связанных эволюционно с мшанками окского времени.

Серпуховское время отвечает фазе наибольшего погружения дна бассейна, последовавшего в динантский век после частых колебаний его в михайловское и веневское времена. Осадки серпуховской свиты, хорошо представленные в южном и частью северном крылах бассейна, срезаны в области Окско-Цнинского вала, где отложения московского отдела ложатся уже на михайловские и алексинские известняки.

Тарусская толща C_I^{tr}.

Отложения тарусской толщи в южном крыле представлены известняками двух типов, подобных алексинским известнякам (М. С. Швецов, 1938, стр. 86). Фауна и породы на юге и на западе бассейна сходны, и фауна чрезвычайно богата в некоторых слоях.

В тарусское время происходит наибольшее погружение дна бассейна, предшествовавшее стешевскому поднятию. На углубление моря указывает (М. С. Швецов, 1932, стр. 107) резкое уменьшение числа фораминифер, уменьшение количества и утонение раковин огромных продуктид».

Фауна мшанок не особенно обильна, но представлена хорошо выраженными оригинальными видами. Мшанки встречаются в различных породах. I тип известняка представлен породой светлосерой, плотной и мелкозернистой. В шлифе виден сильно перетертый детритус, в котором органические обломки бесформенны (р. Волга — Бенский порог). Фораминиферы, хотя и мелкие, часто присутствуют, иногда даже в массовых количествах. В образцах попадаются мелкие брахиоподы. Сетки мшанок до 3 см величиной, очень хорошей сохранности. Имеется колония, сидящая, как на сваях, на длинных, до 2 см, многочисленных корневых отростках. Другой тип известняка — рыхлый, белый, кристаллический, напоминающий михайловский известняк. В нем также, кроме мшанок, есть мелкие брахиоподы (р. Ока — Алексин, р. Неручь — у дер. Волая).

Из тарусских слоев определены следующие виды: Fenestella sarytschevae sp. n., Fen. benskyensis sp. n., Fen. volajaensis sp. n., Fen. neroutschensis sp. n., Fen. tarussensis sp. n., Fen. filiformis sp. n., Polypora sp. ind., Septopora veberi Nikif., Tabulipora sp. n.

Некоторые новые виды этого списка генетически связываются с более древними формами алексинского и чернышинского времен. Нахож-

дение донецкого вида Septopora veberi Nikif., так же как нахождение двух донецких видов Fenestella в осадках северного крыла, указывает на связь с донецким морем в тарусское время, способствовавшую проникновению южных форм.

На северном крыле Подмосковного бассейна с осадками тарусского времени приходится сопоставлять толщу «b» района Боровичей. Довольно большие сборы мшанок имеются с верховьев р. Волги (д. Селище и д. Баранова гора) и на р. Мсте (с. Ровно).

Здесь определены: Fenestella donaica Lebed. var. major Nikif., Fen. donaica Lebed. var. minor Nikif., Fen. compressa Ulr., Fen. tenax Ulr., Fen. filiformis sp. n., Fen. kotlukovi sp. n., Fen. selistschensis sp. n., Fen. sarytschevae sp. n., Fen. neroutschensis sp. n., Fen. pseudofiliformis sp. n., Pinnatopora youngi Ulr., Pinn. cf. flexicarinata Young and Young и Rhabdomeson heckeri sp. n. Наиболее руководящей формой из видов, общих с тарусской толщей южного крыла, является Fen. neroutschensis sp. n., найденная пока только в осадках тарусского времени. Имеется несколько новых видов, весьма оригинальных и неизвестных в южном крыле, два вида, общих с видами из Донецкого бассейна, и несколько североамериканских видов с широким горизонтальным распространением. По количеству видов приведенный комплекс даже превышает комплекс тарусских мшанок южного крыла.

Стешевская толща C_1^{st}

Стешевская толща в южном крыле Подмосковного бассейна представлена породами разных типов с разнообразной фауной. Наблюдается постоянное фациальное замещение одних пород другими в вертикальном и горизонтальном направлениях.

В стешевское время происходят колебания бассейна, приводящие частично к его обмелению. Осадки отлагаются в условиях неустойчивой и быстро меняющейся среды.

Фауна мшанок представлена исключительно обильно во всех отношениях. По богатству родов, видов и числу экземпляров она превышает все другие горизонты карбона Подмосковного бассейна. Мшанки найдены в породах, повидимому, всех типов; наиболее обильны они, может быть, в светлосерых, плохо размокающих глинах верхней части толщи (р. Шаны — Бордуковский овраг). Эта особенность стешевской глины является очень благоприятной, так как позволяет шлифовать мшанки без применения сложной методики шлифования в глицерине, как было с окскими влагоемкими глинами. Очень много мшанок найдено также в криноидных известняках (р. Ока — Лужки). Целые плитки мелкозернистого, несколько губчатого известняка набиты обломками члеников криноидей, мшанками, кораллами и брахиоподами. Последние очень часто обрастают колониями инкрустирующих Fistulipora. В других местах (р. Волга — Стешево, Бочарово, р. Изверя, р. Беспута, Глазечная, р. Скнига — Серпухов) обнаружены только единичные находки мшанок. Обильные отпечатки сеток мшанок найдены в серых сланцеватых глинах р. Лужи (Пироговский овраг), однако глины сильно ожелезнены, и скелетные элементы нацело выщелочены.

В общем в стешевских слоях определены: Fenestella exigua Ulr., Fen. aff. rudis Ulr. var. major Nikif., Fen. limbata Foerste, Fen. cesteriensis Ulr. var. turkestanica Nikif., Fen. multispinosa Ulr. var. karakubensis Nikif., Fen. paradoxa sp. n., Fen. filiformis sp. n., Fen. subvirgosa sp. n., Fen. sarytschevae sp. n., Fen. praeforaminosa sp. n., Fen. praeforaminosa sp. n. var. erkovae var. n., Fen. bordukovensis sp. n., Fen. serratula Ulr. var. mosquensis var. n., Polypora cesteriensis Ulr., Pol. sibirica Janisch., Septopora bordukovensis sp. n., Goniocladia sp., Ramiporella? sp. n., Sulcoretepora sp. n., Rhombopora sp. n. № 2, Rhabdomeson schischovae sp. n., Tabulipora sp. n.,

Fistulipora minor McCoy var. irregularis Nekh., Fistulipora bordukovensis sp. n.

Приведенный список не исчерпывает всего многообразия мшанковой фауны стешевского времени. Более детальная и полная обработка всего материала, несомненно, пополнит этот список. Пока найдены только три общих вида с тарусской толщей — Fen. sarytschevae sp. n., представленная особенно большим числом экземпляров, Fen. benskyensis sp. n. и Fen. filiformis sp. n.

На северном крыле Подмосковного бассейна с осадками стешевской толщи сопоставляются отложения толщи «с». Мшанки найдены на р. Мсте и в других местах северо-западного крыла. В общем здесь определены: Fenestella sarytschevae sp. n., Fen. filiformis sp. n., Fen. praeforaminosa sp. n., Fen. serratula Ulr. var. mosquensis var. n. и Fistulipora sp. n.

Как видно, мы имеем комплекс форм хотя и стешевского времени, но значительно более скудный, чем комплекс южного крыла. Особенно большим числом экземпляров и рядом вариететов представлен и здесь вид Fen. sarytschevae sp. n.

Судя по шлифам, характер осадков северного крыла, в которых отлагались скелеты мшанок, совершенно аналогичен характеру осадков стешевского времени, вплоть до нередкого обилия мелких фораминифер (табл. 2).

Протвинская толща C_1^{prt}

Отложения протвинской толщи, представленные в южном крыле Подмосковного бассейна известняками с небольшими прослоями глин, согласно налегают на глинистые отложения стешевского времени. В низах толщи встречаются прослои цветных сланцеватых глин. На самой границе развиты крупнообломочные криноидные известняки — особая своеобразная порода, не сходная с мелкозернистыми известняками остальной толщи. «Общий облик фауны протвинского времени напоминает фауну сходных по фации тарусских известняков» (Швецов, 1938, стр. 92).

После многократных колебаний в стешевское время уровня бассейна на южном крыле снова установился режим спокойного моря, с отложением карбонатных осадков. Последние продвигаются на запад и север так же далеко, как и в тарусское время.

М. С. Швецов (1938, стр. 92) характеризует протвинские известняки как «вторично перекристаллизованные». Обычно эта особенность пород является крайне неблагоприятной для сохранности скелетов мшанок, разрушая микроструктуру тканей — важный видовой признак. Протвинские мшанки в большинстве случаев отличной сохранности, но попадаются и перекристаллизованные сетки. Создается впечатление, что этот процесс распространялся только на некоторые участки породы.

Мшанки найдены в мелкозернистом, плотном, частично ожелезненном известняке, в котором сравнительно редко встречаются обломки брахиопод. На р. Луже плиты известняка усыпаны и пронизаны обильными обломками тонких колоний столбчато-ветвистых Rhombopora и Nikiforovella до 15 мм в длину.

В шлифах видно, что мшанковые сетки охвачены чрезвычайно мелкозернистой породой без обычных в других фациях обломков других организмов. На р. Беспуте в мельчайшем детритусе, облекающем мшанки, рассеяны обильные мелкие фораминиферы.

Мшанковая фауна в протвинских слоях, за исключением богатых прослоев известняка на р. Луже (см. выше), необильная; собрано не более 1—3 экземпляров в отдельных местонахождениях. Определены следующие формы: Fenestella protvensis sp. n., Fen. schwetzovi sp. n.,

Fen. chotoschinensis sp. n., Fen. serpuchovensis sp. n., Septopora cesteriensis Prout., Sep. subquadrans Ulr., Sep. sp. n. № 3, Rhombopora sp. n., Nikiforovella nana sp. n. и Fistulipora aff. djebaglinica Nikif.

Комплекс видов протвинского времени вполне отчетливый. Веневская Fenestella chotoschinensis sp. n. повторяется здесь, минуя два предшествовавших горизонта. Порода, в которой найдена эта мшанка, фациально не отличается от породы веневских слоев. Fen. protvensis sp. n., повидимому, связывается генетически с рядом видов, берущих начало от Fen. stuckenbergi Nikif. чернышинского времени.

Отмечаем сделанную впервые в подмосковном нижнем карбоне находку представителей нового рода Nikiforovella, недавно описанного В. П. Нехорошевым из среднего карбона Прибалхашья.

На северном крыле Подмосковного бассейна в отложениях, синхронных протвинскому времени, т. е. в осадках толщи «d», мшанки пока не найдены (табл. 1).

Средний отдел карбона

Московский C_{II}

Отложения среднего отдела карбона в Подмосковной котловине лежат на породах разного возраста: в одних местах на известняках окской свиты (Швецов, 1938), в других — на различных толщах серпуховской свиты (Швецов и Сарычева, 1929). Континентальных толщ, характеризующих перерыв между нижним и средним карбоном, пока не обнаружено, и о продолжительности перерыва можно судить главным образом по эволюции фауны (Иванова, 1939).

Средний отдел карбона подразделяется на четыре горизонта: верейский, каширский, подольский и мячковский. Мшанки найдены в отложениях всех горизонтов, но количество их в каждом различно. Два нижних горизонта, верейский и каширский, заметно беднее мшанками, чем подольский и мячковский. Эта количественная разница сказывается не только на числе видов и родов, но и на числе экземпляров.

Верейский горизонт C_{II}^1

Отложения верейского горизонта представлены главным образом морскими терригенными осадками — песками и глинами с незначительными прослоями известняков, чаще песчанистых. Породы пестро окрашены — преимущественно красноватого, лилового, желтоватого и зеленоватого оттенков. Фауна встречается в известняках, реже в песчаниках. На юго-западной окраине бассейна известны галечники с плохо окатанными гальками, кроме того сами известняковые прослои несут ряд признаков, характерных для мелководных отложений. Наблюдаются следы ползания животных и волноприбойные знаки (р. Проня — дер. Альютово) с характерным расположением ракушняка по величине.

Мшанки в отложениях верейского горизонта найдены в крупнозернистом, кристаллическом, криноидном известняке, пестро окрашенном пятнами. Мшанки представлены очень скудно, что приходится связывать прежде всего с невыгодными условиями сохранности их хрупких скелетов в мелководных осадках моря с сильными течениями. Однако при малом числе видов и экземпляров число родов сравнительно велико. Все найденные мшанки имеют сравнительно прочные скелеты: Polypora — с толстыми прутьями, другие имеют столбчато-ветвистые колонии, прочно вроставшие в субстрат. В окружающей мшанки породе в шлифах видны обильные, неокатанные обломки члеников криноидей, обломки раковин брахиопод, встречаются мелкие фораминиферы. При этом полностью отсутствуют хотя бы обрывки прутиков хрупких сетчатых мша-

нок (кроме одной Polypora), которые распространены обычно даже в бедных мшанками породах.

Из единственного местонахождения на р. Проне — дер. Альютово — в известняковой прослойке найдены: Polypora vereyensis sp. n., Nikiforovella sandrae sp. n., Tabulipora aljutovensis sp. n. и Rhombotrypella (?) sp. n.

Все перечисленные виды являются новыми, а их соотношение с видами из подстилающих и покрывающих горизонтов пока не выяснено.

На северном крыле Подмосковного бассейна верейские отложения отсутствуют.

Каширский горизонт C_{II}^2

Отложения каширского горизонта представлены преимущественно доломитами и мергелями белой и светлой окраски. Известняки, по указанию Е. А. Ивановой (1939), «имеют подчиненное значение», однако, судя по прилагаемой ею колонке сводного разреза, в чередовании с мергелями и доломитами проходят всю толщу отложений вплоть до самых верхних слоев глин и песков.

Из отложений каширского моря мы наблюдаем такие, которые образовались в более спокойных условиях, чем те, которые сопровождали известные нам осадки верейского моря. По мнению Ивановой, местами осадки указывают на распространение моря с повышенной соленостью, может быть даже типа замкнутого бассейна.

По Цне и Азе в основании каширских слоев наблюдаются конгломераты, а на р. Истье найдены окатанные и изъеденные сверлящими организмами верейские хориститы.

Фауна встречается преимущественно в известняках, среди которых вообще преобладают криноидные разности. В шлифах видно, что обильные обломки члеников криноидей не несут никаких следов окатанности (овраг Шапиловой). Прекрасно сохранились небольшие обломки тонкосетчатых Fenestella в ряде выходов описываемого горизонта (Кашира, Шапилово, Ратовский овраг, Селино). Обычно тонкие колонии Fenestella бывают погружены в заметно более мелкозернистый осадок мергельного типа, чем тот обломочный и более грубый известняк, какой цементирует крупные колонии Polypora. Еще одна разность известняка из выхода на р. Волге (Холохольня) заметно отличается обилием фузулинид родов Schubertella и Fusiella. В шлифе ясно видно, что порода здесь вообще насыщена множеством мелких органических обломков, и сами фузулиниды в большинстве случаев не окатаны, но частью обломаны.

Мшанковая фауна каширского горизонта заметно обильнее по сравнению с фауной верейской. Здесь найдены: Fenestella bifurcata Fischer, Fen. kaschirensis sp. n., Fen. constanta sp. n., Polypora martis Fischer, Pol. volgensis sp. n., Sulcoretepora sp. n., Tabulipora beralica Nikif. var. nov. и Lioclema sp.

Приведенный комплекс особенно заметно отличается от комплекса верейских видов наличием сетчатых форм. Видов, общих с верейским горизонтом, пока не найдено.

На Окско-Цнинском валу мшанок не найдено.

В северной части Подмосковной котловины (Онега, Сев. Двина) каширские отложения отсутствуют.

Подольский горизонт C_{II}^3

Отложения подольского горизонта в Подмосковной котловине представлены большей частью чистыми органогенными известняками. Литологически и фаунистически их можно подразделить на две толщи: нижнюю и верхнюю.

Нижняя толща слагается светлыми доломитами и доломитовыми мергелями с прослоями цветных глин. Они частично напоминают сходные отложения каширского горизонта, от которых отличаются более частыми прослоями органогенных белых и светлых известняков. В верхней части этой толщи встречаются слабо окатанные гальки серого известняка. По мнению Е. А. Ивановой (1939), гальки аллохтонного происхождения образовались в результате переноса соответственных обломков пород существовавшими морскими течениями.

Верхняя толща подольского горизонта характеризуется преобладанием известняков; доломиты же и доломитовые мергеля встречаются реже. В известняках выделяются две пачки особых водорослевых известняков, разделенных прослоем мергелей с богатой фауной. Фациальные особенности пород верхней толщи вообще довольно изменчивы на разных участках Подмосковной котловины.

Мшанковая фауна наиболее богато представлена в нижней части горизонта. Здесь найдены: Fenestella bifurcata Fischer, Fen. podolskyensis sp. n., Fen. constanta sp. n., Polypora praeornamentata sp. n., Pol. helenae sp. n., Sulcoretepora graciosa sp. n., Rhomboporella mesoporata sp. n., Fistulipora moorei sp. n., Fist. distincta sp. n. Обычно мшанки встречаются в прослоях белого, очень мелкозернистого и мелкообломочного плотного известняка или мергеля, реже в грубообломочном известняке с фораминиферами, неокатанными обломками члеников криноидей и обломками брахиопод.

Оба типа известняков весьма напоминают соответственные разности известняков каширского горизонта. Необходимо отметить также некоторую близость видов каширского горизонта и нижней толщи подольского. Два вида являются переходящими, но в низах подольского горизонта присутствует ряд новых оригинальных форм. Наличие рода Rhomboporella, описанного Басслером (1936) из C_{III} Сев. Америки, впервые констатируется в подмосковном карбоне.

В верхней толще горизонта мшанки встречаются реже и представлены особыми формами. Здесь найдены: Fenestella praecavifera sp. n., Polypora ulitinensis и Ascopora stschurovensis sp. n. Перечисленные виды приурочены, повидимому, то к прослоям известняков, то к прослоям мергелей и известняков между ними. Общих форм с нижней толщей пока не обнаружено; весь комплекс мшанок является оригинальным, но отличается бедностью видов и экземпляров. Приходится особо подчеркнуть находку рода Ascopora, впервые обнаруженного в отложениях подольского горизонта. Эволюционно она стоит заметно выше, чем примитивная Ascopora нижнего карбона.

В шлифах характер породы, в которую погружены колонии мшанок, заметно отличается от пород нижней толщи.

В северной части Подмосковной котловины, по р. Онеге, отложения подольского горизонта представлены осадками, очень сходными с осадками южного крыла; Иванова (1939) отмечает сходство литологии, фаций и фауны. На р. Сев. Двине и р. Пинеге отложения подольского горизонта представлены преимущественно доломитами и притом вторичными, с сильнейшей перекристаллизацией скелетных тканей организмов.

Мшанковая фауна встречается во всех перечисленных местонахождениях северного крыла действительно в состоянии такой перекристаллизации, которая во многих случаях не допускает точного видового определения. Это распространяется, однако, не только на Сев. Двину и Пинегу, но и на Онегу, где тоже часть находок приурочена к выходам крайне перекристаллизованного доломита, и только часть из фораминиферового известняка или более нормального доломита с окаменелостями хорошей сохранности.

В отложениях северной части котловины определены: Fenestella bifurcata Fischer, Fen. bifurcata Fischer var. nov. № 2, Fen. oxovensis sp. n. и Fen. podolskyensis sp. n. Имеются два вида, общих с видами из нижней толщи. Комплекс видов верхней толщи на северном крыле не обнаружен.

Мячковский горизонт C_{II}^4

Отложения мячковского горизонта в пределах Подмосковного бассейна представлены главным образом чистыми известняками; мергеля и доломиты встречаются значительно реже и приурочены преимущественно к верхам горизонта. В самых известняках наблюдаются значительные фациальные изменения по простиранию толщ, что отмечено еще А. П. Ивановым в 1926 г.

Граница между мячковским и подольским горизонтами наименее резко выражена на Окско-Цнинском валу, но на изменение физико-географических условий в это время указывает присутствие мелких галек, выше которых лежат иногда косослоистые известняки. В отдельных слоях можно наблюдать постепенный переход от грубодетритусового известняка к плотному, мелкозернистому (Иванова, 1939). Здесь впервые в разрезе среднего карбона появляются колониальные кораллы; не редки одиночные кораллы в лежачем положении; брахиоподы встречаются редко.

Такой же тип осадков дают скважины гор. Москвы. К юго-западу граница горизонтов более резкая.

Нижние слои мячковского горизонта представлены хорошо выраженной фораминиферово-коралловой толщей, отличающейся от пород подольского горизонта более крупной зернистостью и чистотой известняков. Далее на юг, запад и север к периферии бассейна осадки этой толщи обнаруживают признаки значительного движения воды. Преобладающие колониальные кораллы до 1 м в поперечнике обычно перевернуты, остатки раковин окатаны, встречаются гальки. Тонкостенные раковины снабжены шипами, мшанки прочно прикреплены к субстрату. Эта толща налегает на размытую поверхность различных пород подольского горизонта: на юге — на доломитовые мергеля, на Волге — на водорослевые известняки (Иванова, 1939).

Указанные изменения физико-географических условий на границе подольского и мячковского времен, повидимому, не сопровождались значительным осушением бассейна даже на периферии его, но во всяком случае были настолько ощутимы, что вызвали несогласное залегание пограничных толщ и появление осадков с признаками сильных морских течений.

Мшанковая фауна, встреченная в отложениях мячковского горизонта, обильна, но распределение ее весьма неравномерно по всей толще.

Нижние части толщи, представленные кораллово-фораминиферовыми известняками, грубозернистыми, обломочными, бедны мшанками. Здесь определены только: Ascopora nodosa (Fischer), Meekopora sellaeformis (Traut.) и Fistulipora distincta sp. n. Все перечисленные формы имеют своеобразный габитус: их колонии или бывают инкрустирующие (Fistulipora), или дают прочные, столбчато-ветвистые формы (Ascopora). Повидимому, нацело отсутствуют хрупкие колонии сетчатых мшанок, которые обычно преобладают при более спокойных условиях морского дна.

В верхах мячковской толщи, где развиты более тонкозернистые осадки, чистые известняки, мергеля и доломиты, мшанковая фауна несравненно богаче. К вышеперечисленным своеобразным родам (Ascopora, Meekopora), которые поднимаются сюда из нижних горизонтов, прибавляются обильные сетчатые формы сем. Fenestellidae. Колонии последних при хорошей сохранности имеют форму бокалов, воронок с многолопастными вееровидными краями.

В верхах толщи найдены: Fen. constanta sp. n., Fen. hemiseptata sp. n., Fen. miatschkovensis sp. n., Fen. lucinensis sp. n., Archimedes mosquensis sp. n., A. bolkhovitinowae sp. n., Polypora praeornamentata sp. n., Ascopora nodosa (Fischer), Rhomboporella mesoporata sp. n., Meekopora sellaeformis (Traut.), Fistulipora moorei sp. n., Fist. elegans sp. n.

Сетки мшанок встречаются как в прослоях тонкозернистого осадка, так и в обломочно-фораминиферовом известняке. Присутствие неокатанных члеников криноидей и обломков брахиопод придает породе в шлифах большое сходство с соответственными разностями известняков каширского и подольского горизонтов.

Часть видов (табл. 3) переходит в мячковский горизонт из нижележащих слоев, но присутствие ряда новых форм придает мячковскому комплексу оригинальный характер.

На Окско-Цнинском валу по р. Оке в верхах горизонта найдены Fenestella aff. miatschkovensis sp. n., Polypora praeornamentata sp. n., Meekopora sellaeformis (Traut.), Ascopora nodosa (Fischer) и Rhombotrypella sp.

На северном крыле (Иванова, 1939) по р. Онеге мячковские отложения представлены детритусовыми известняками с водорослями и реже доломитами. По Сев. Двине и Пинеге нижняя толща с кораллами отсутствует. Здесь на неровную поверхность подольских доломитов налегает белый, зернистый известняк. Выше лежат тонкослоистые криноидно-детритусовые известняки, мергеля с обильной фауной, прикрытые мергелистыми известняками тоже с фауной, переходящими в глины. На Сев. Двине эти толщи покрываются маломощными мелкогалечными конгломератами.

Довольно обильная по числу экземпляров мшанковая фауна на северном крыле бассейна дает, повидимому, такой же комплекс верхов горизонта, какой обнаружен в южном крыле. Наиболее обильны мшанки на р. Пинеге; в других местах находки ограничиваются немногими экземплярами. В общем на северном крыле определены: Fenestella bifurcata Fischer, Fen. combinata sp. n., Fen. oxovensis sp. n., Archimedes mosquensis sp. n., Arch. bolkhovitinowae sp. n., Ascopora nodosa (Fischer) и Rhombotrypella dvinensis sp. n. Кроме того, обнаружены спиральные стержни Archimedes без сеток и сетки, повидимому тоже рода Archimedes, другого вида, чем вышеуказанные.

Мшанки встречаются в таких же породах, как и на южном крыле, но, кроме того, и в доломитах, что обычно связано с перекристаллизацией их скелетных тканей и затрудняет определение до вида. Возможно, что самое уменьшение числа форм, найденных в отложениях C_{II}^{4} северного крыла, объясняется уничтожением хрупких сеток при доломитизации.

Сопоставляя приведенный список с комплексом форм из южного крыла бассейна, мы видим, кроме нескольких общих видов, также и некоторое число особых форм, пока в южном крыле не обнаруженных.

В общем комплекс видов мячковского горизонта заметно отличен от комплекса тегулиферинового и обнаруживает более тесную связь с фауной подольского горизонта. Часть консервативных видов поднимается в мячковский горизонт из каширского и подольского без ощутимого изменения признаков.

Верхний отдел карбона

Уральский C_{III}

Изменения физико-географических условий Подмосковной котловины в конце мячковского времени вызвали на всем протяжении бассейна частую смену осадков, сопровождавшуюся отложением конгломерата

на границе верхнего отдела карбона. По Ивановой (1939), эти конгломераты хотя и отбивают верхнюю границу C_{II} и C_{III}, но, ввиду постепенной смены фауны (брахиоподы, кораллы и фузулиниды), проведение этой границы иногда условно.

Наиболее полно представлены в подмосковной котловине два нижних горизонта верхнего карбона — тегулифериновый и омфалотроховый.

Тегулифериновый горизонт C_{III}^0

Отложения тегулиферинового горизонта представлены главным образом красноцветными породами — глинами и мергелями; менее развиты доломиты и чистые карбонатные осадки более глубокого и спокойного моря (Иванова, 1939). Наблюдается частая смена фаций в вертикальном и горизонтальном направлениях, вызывающая многократное переслаивание перечисленных пород. Обмеление сменялось временным углублением бассейна, когда отлагались осадки более открытого моря, и таких смен Даньшин и Головина (1934) насчитывают несколько.

Верхи горизонта под Москвой размыты в доюрское время, а данные буровых скважин к северо-востоку от Москвы, где верхи сохранились, еще недостаточно изучены.

Мшанковая фауна тегулиферинового горизонта вообще обильна. Наиболее богаты сборы на р. Медведке и в низовьях р. Москвы в мергелистых и глинистых слоях, несущих одновременно с примесью терригенного материала также признаки отложения осадков в сравнительно спокойных водах. Здесь наблюдаются следы ползания, фауна с нежными тонкими раковинами, обильные мелкопетлистые сетки хрупких мшанок. Окраина бассейна проходит западнее этих мест, так как к северу и востоку терригенных примесей в осадках еще меньше. Одновременно возрастает мощность отложений; восточные части Подмосковной котловины приближаются к геосинклинали и мшанки становятся крайне редкими.

Из низов тегулифериновой толщи с р. Медведки определены следующие формы: Fenestella veneris Fischer, Fen. bifurcata Fischer var. n. № 1, Fen. constanta sp. n., Fen. ivanovi sp. n., Fen. subvischerensis sp. n., Polypora medvedkiensis sp. n., Pol. subbiarmica sp. n., Pol. helenae sp. n. var. abundans var. n., Septopora medvedkiensis sp. n., Pinnatopora punctata sp. n., Rhabdomeson rhombiferum Phillips, Rhombopora riasanensis sp. n., Clausotrypa sp., Rhombotrypella primitiva sp. n., Rhombotrypella composita Nikif., Fistulipora operculata sp. n.

В средней части тегулифериновой толщи найдены: Fenestella subvischerensis sp. n., Polypora subbiarmica sp. n. и Fistulipora sp. n.

Необходимо отметить, что мшанки найдены не только в прослоях мергелей, но и в прослоях известняков. В шлифах обнаруживается мелкообломочная порода, сложенная неокатанными члениками криноидей, брахиопод, мелкими фораминиферами, порода типа детритусового известняка. Сетки мшанок бывают крупные, до 9 см, и хорошей сохранности.

Довольно обильная фауна собрана на Окско-Цнинском валу в средней части тегулифериновой толщи по р. Оке, отчасти в мергелях и доломитах, но особенно в таком же мелкообломочном известняке, как московский. Здесь определены: Fenestella veneris Fischer, Fen. bifurcata Fischer var. n. № 1, Rhabdomeson rhombiferum Phillips и Rhombotrypella sp. n., но отсутствуют многие из оригинальных видов и вариететов, список которых приведен выше.

Далее, в верхах горизонта на Окско-Цнинском валу (Муромский район) найдены Fenestella dvinensis sp. n., Pinnatopora trilineata Meek., Ascopora nodosa (Fischer) и Ascopora muromensis sp. n. Первая из них замечательна в эволюционном отношении, так как находка ее пополняет

одно из недостающих звеньев в филогенетическом ряду пермских Fen. cavifera Sch.-Nest. (см. список форм подольского горизонта).

В северной части Подмосковной котловины отложения тегулиферинового горизонта представлены переслаивающимися светлыми известняками, доломитами с прослоями цветных мергелей и плитчатых криноидных известняков с фауной (Иванова, 1939). Мшанки происходят преимущественно из прослоев мелкообломочных известняков, совершенно подобных вышеописанным подольского и мячковского горизонтов, иногда из доломитов, причем в последнем случае часто неопределимы вследствие перекристаллизации тканей. Создается общее впечатление некоторой обедненности мшанковой фауны; отсутствует часть оригинальных видов сетчатых мшанок южного крыла. Имеется несколько широко распространенных видов и некоторое число их вариететов, частью новых. Наибольшее число мшанок получено из обнажений Сев. Двины, из мягкого белого известняка, переходящего в доломит. Этот известняк покрывается фузулиновым известняком, также с единичными мшанками. По Ивановой (1939), указанные известняки соответствуют дорогомиловским или даже более высоким яузским слоям.

В общем отсюда определены: Fenestella veneris Fischer, Fen. dvinensis sp. n., Fen. bifurcata Fischer var. n. № 1, Polypora subbiarmica sp. n., Pol. cf. subborealis sp. n., Rhomboporella tipica Bassl., Rhombotrypella primitiva sp. n. и Fistulipora operculata sp. n.

В приведенном комплексе присутствует несколько видов, встреченных также в нижней части тегулиферинового горизонта и имеющих, повидимому, более широкое вертикальное распространение в его пределах. Формой с более узким руководящим значением является Fenestella dvinensis sp. n., найденная также в верхах горизонта на Окско-Цнинском валу, а на Сев. Двине представленная большим числом экземпляров. Таким образом, отнесение толщи Брин — Наволока к верхам тегулиферинового горизонта получает еще лишнее основание.

В мощной толще красной глины, покрывающей тегулифериновые известняки и граничащей с отложениями омфалотрохового горизонта, мшанок не найдено.

Сопоставление фауны тегулиферинового горизонта с фауной мячковского позволяет сделать следующие выводы. Бо́льшая часть оригинальных столбчато-ветвистых и инкрустирующих видов мячковского горизонта, особенно низов его, не переходит в тегулифериновый, заменяясь в последнем другими видами, частью и родами, как, например, Rhabdomeson rhombiferum Phillips. Сетчатые Fenestellidae тегулиферинового времени дают комплекс видов, частично филогенетически связанный и с видами вышележащего омфалотрохового горизонта, и мячковского.

Омфалотроховый (гжельский) горизонт C_{III}^1

Отложения этого горизонта представлены чередованием глин, красноцветных и зеленоватых доломитов и известняков. Наблюдается явная смена фаций во времени, вызываемая медленными и продолжительными колебаниями уровня бассейна, так как отложения этих пород довольно мощны. Та же смена фаций и изменение мощностей вплоть до выклинивания пластов наблюдаются и в горизонтальном направлении. Граница с тегулифериновым горизонтом условно проводится по поверхности мощной толщи красной глины, на которую налегают известняки и доломиты Гжели и Русавкина. Именно эта часть разреза — низы омфалотрохового горизонта — наиболее богата фауной вообще и мшанковой фауной в частности.

Мшанки Гжели и Русавкина дают комплекс исключительно богатый и оригинальный. Мшанки найдены в мергелях и мергелистых обломочных известняках с фораминиферами и обильными обломками члеников кринои-

дей и брахиопод. Сетки Fenestellidae крупные и хорошей сохранности. Кроме того, особенное обилие столбчато-ветвистых, часто очень крупных форм наблюдается в прослоях желтых глин между известняками. Все они находятся здесь в опрокинутом, лежачем положении, параллельно поверхностям напластования и, вероятно, отложены и отсортированы слабыми течениями.

Здесь определены: Fenestella spinulosa Condra, Fen. cf. retiformis Schloth. var. lunaris Sch.-Nest., Fen. praebasleoensis sp. n., Fen. supercarbonica sp. n., Fen. praevirgosa sp. n., Fen. gjelensis sp. n., Polypora krasnopolskyi Stuck., Pol. subornamentata sp. n., Pol. subborealis sp. n., Pol. gjelensis sp. n., Goniocladia pulchra Sch.-Nest. var. n., Pinnatopora trilineata Meek, Rhombopora diaphragmata sp. n., Rhabdomeson procerum Moore, Ascopora nodosa (Fischer), Ascopora nodosa (Fischer) var. n., Nematopora ivanovi sp. n., Rhombotrypella composita Nikif., Rhomb. composita Nikif. var. n. № 2, Tabulipora maculosa Nikif., Fistulipora carbonaria Ulr., Fist. wentzeli sp. n. Этим списком далеко не исчерпываются все имеющиеся здесь формы, так как обработка фауны еще не закончена.

Приведенный комплекс показывает прежде всего ничтожное число видов, переходящих в омфалотроховые слои из нижележащих горизонтов. Большинство видов — новые и вполне оригинальные, впервые появляющиеся в отложениях верхнего карбона. В отношении родства приходится отметить явную филогенетическую близость этих новых видов с видами значительно более молодыми, именно пермскими (Шульга-Нестеренко, 1941), а также с видами более древними нижнего и среднего карбона. Сопоставление омфалотроховых мшанок с мшанками верхов верхнего карбона, к сожалению, сделать невозможно, так как последние недостаточно изучены.

Фактом, заслуживающим внимания, является находка представителей силурийского рода Nematopora в нашем верхнем карбоне. По словесному указанию В. П. Нехорошева, видевшего наш материал, единичные находки этого рода были сделаны им и А. И. Никифоровой в нижнем карбоне Азии.

В районе Окско-Цнинского вала мы имеем очень мало находок. В нижней части омфалотроховой толщи, в карьере у дер. Мелехово Ивановской области, определены Polypora subborealis sp. n. и впервые найденная Fenestella subrhomboidea sp. n., несомненно родственная Fen. rhomboidae Nikif. из верхнего карбона. На р. Нерехте у дер. Федотовой определена Ascopora nodosa (Fischer) var. n. В верхней части омфалотроховой толщи в окрестностях гор. Коврова в старой каменоломне найдены: Fenestella cf. veneris Fischer var. n. № 1, Archimedes kovrovensis sp. n., Polypora cf. cyclopora Eichw. и Pol. cf. subborealis sp. n.

В северной части Подмосковной котловины отложения омфалотрохового горизонта представлены доломитами без фауны (табл. 3).

Выводы

1. За исключением нескольких горизонтов, охарактеризованных небольшим числом видов, большинство горизонтов обнаруживает богатую мшанковую фауну. Некоторые виды представлены очень большим числом экземпляров. Общее число родов достигает 20; из них можно отметить находку таких родов, как силурийская Nematopora, североамериканская Rhomboporella и казахстанская Nikiforovella.

2. Прекрасная сохранность подмосковного материала позволяет изучать эволюцию мшанок и решать вопросы филогенетических отношений между последовательными видами на протяжении большого отрезка времени от нижнего до верхнего карбона.

3. Узкая стратиграфическая приуроченность многих видов мшанок делает их хорошими руководящими формами для определения геологического возраста.

4. Накапливаются данные о приуроченности мшанок к некоторым определенным фациям.

5. Произведенная работа оправдала надежды, возлагавшиеся на «московский эталон» как на серию почти непрерывно отлагавшихся в Подмосковной котловине осадков, охарактеризованных фауной, закономерно развивавшейся. Подмосковные мшанки, наравне с другими организмами, до недавнего времени более «привилегированными», включаются в серию руководящих групп этого эталона, долженствующего быть опорным для синхронных отложений многих других мест, как, например, второго Баку.

ЛИТЕРАТУРА

Бархатова В. П., Схема стратиграфии карбона 54-го листа Общей карты Европейской части СССР, Изв. Лен. геол.-гидро-геодез. треста, № 4—5, 1934.

Богданова З. А., О разрезе нижнего карбона западного и северо-западного крыла Подмоск. басс., Изв. Геол. ком., т. XLVIII, № 10, 1929.

Богданова З. А., К стратиграфии нижнего карбона Подмоск. басс., Вестник Союзгеоразведки, 12, 1932.

Болховитинова М. А., О каменноугольных кораллах и мшанках Моск. губ., Зап. Геолог. отд. Моск. о-ва любит. ест., антр. и этн., т. III, 1915.

Болховитинова М. А., Новые данные по стратиграфии юго-вост. части 58-го листа Общей геологической карты, Гос. научно-техн. горное изд-во НКТП, 1932.

Геккер Р. Ф., К постановке палеоэкологического изучения нижнего карбона Ленингр. обл., Гл. геол. управление, сб. № 2 Ленингр. геол. треста, 1938.

Геккер Р. Ф., Разрез толщи переслаивания «а» окской свиты нижнего карбона, Гл. геол. управление, сб. № 2 Ленингр. геол. треста, 1938.

Иванов А. П., Средне- и верхнекаменноугольные отложения Моск. губ., Бюлл. Моск. о-ва исп. прир., отд. геол., т. IV, 1926.

Иванов А. П. и Иванова Е. А., Общая геол. карта Европ. части СССР, лист. 58, ОНТИ НКТП, 1936.

Иванова Е. А., К биостратиграфии среднего и верхнего карбона Подмоск. котловины, Тр. ПИН Академии Наук СССР (в печати).

Нехорошев В. П., Нижнекаменноугольные мшанки Кузн. басс., Изв. Геол. ком., т. XLIII, № 10, 1924.

Никифорова А. И., Нижнекаменноугольные мшанки Туркестана, Изв. Геол. ком., т. XLV, № 3, 1926.

Никифорова А. И., Материалы к познанию нижнекаменноугольных мшанок Донецкого басс., Изв. Геол. ком., т. XLVI, № 3, 1927.

Никифорова А. И., Среднекаменноугольные мшанки Донецкого басс., Тр. Всесоюзн. геол.-развед. объед., вып. 237, 1933.

Никифорова А. И., Материалы к познанию нижнекаменноугольных мшанок Туркестана, Тр. Всесоюзн. геол.-развед. объед., вып. 207, 1933.

Никифорова А. И. Типы каменноугольных мшанок Европейской части СССР, Палеонтология СССР, т. IV, ч. 5, вып. 1, 1938.

Сарычева Т. Г., К вопросу о сопоставлении нижнекаменноугольных отложений южного и западного крыла Подмоск. басс., Изв. Моск. геол.-развед. треста, т. II, вып. 1, 1933.

Сарычева Т. Г., Стратиграфические подразделения нижнего карбона Подмоск. басс., Изв. Моск. геол.-развед. треста, т. II, вып. 1, 1933.

Семихатова С. В., Материалы к стратиграфии нижнего и среднего карбона Европ. части СССР, Бюлл. Моск. о-ва исп. прир., Нов. сер., т. 44, 1936.

Толстихина М. М., Каменноуг. отложения Онего-Двинского междуречья, Зап. Всесоюзн. минерал. о-ва, 1934.

Ульмер А. Э., К литостратиграфии нижнего карбона сев.-зап. крыла Подмоск. басс., Изв. Ленингр. геол.-гидро-геодез. треста, № 2—3 (7—8), 1935.

Швецов М. С., Общая геол. карта Европ. части СССР, лист 58, Тр. Всесоюзн. геол.-развед. объед. НКТП, вып. 83, 1932.

Швецов М. С., Новые данные по стратигрфиии и петрографии нижнекаменноуг. отложений Подмоск. басс., Изв. Моск. геол.-гидро-геодез. треста, т. III, вып. 1, 1934.

Швецов М. С., История Моск. каменноуг. басс. в динантскую эпоху, Тр. геол.-развед. ин-та им. Орджоникидзе, т. XII, ГОНТИ, 1938.

Шульга-Нестеренко М. И. Нижне-пермские мшанки Урала. Палеонтология СССР, т. V, ч. 4, вып. 2, 1941.

Форш Н. Н., Новые данные о строении окской толщи Боровичск. и Тихвинск. районов и значение этого вопроса для проблемы C_I, Изв. Ленингр. геол.-гидро-геодез. треста, № 2—3 (7—8), 1935.
Янишевский М. Э., К вопросу о стратиграфии нижнего карбона Ленингр. обл., Изв. Ленингр. геол.-гидро-геодез. треста, № 2—3 (7—8), 1935.

Палеонтологический институт
Академии Наук СССР

Поступило
20.IV.1940

M. J. SHULGA-NESTERENKO. A REVIEW OF THE STRATIGRAPHIC DISTRIBUTION OF THE CARBONIFEROUS BRYOZOANS OF THE MOSCOW DEPRESSION

SUMMARY

The present paper demonstrates the first results of the investigation of the *Bryozoa* of the Moscow Coal-Basin. The rich collections of the Academy of Sciences, brought home chiefly by the Moscow geologists, partly by those of Leningrad, have been studied microscopically. The Chernishyno series (Upper Tournaisian), the Tula series, three horizons of the Oka series, three horizons of the Serpukhov series (Viséan), four horizons of the Middle Carboniferous and two lowermost horizons of the Upper Carboniferous are characterized each by a definite assemblage of index Bryozoans. Phylogenetic relations are traced between successive species of the Moscow Carboniferous section. More than 20 genera and much more than 140 species are identified. Especially worth mentioning are such genera as *Archimedes, Nematopora, Rhomboporella* and *Nikiforovella*. Many genera considered heretofore characteristic of higher strata have been now found in lower ones and *vice versa*.

ТАБЛИЦА I

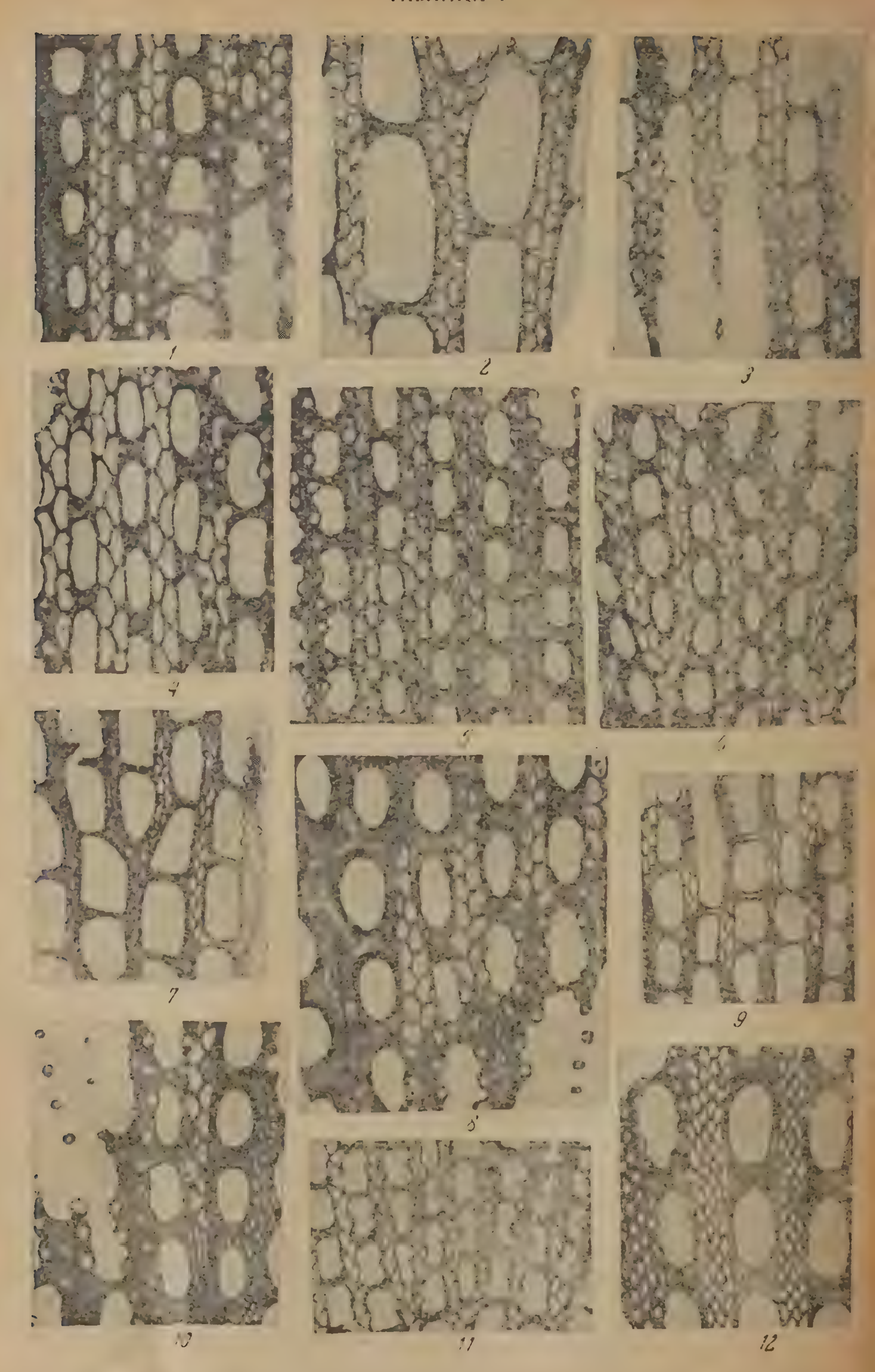


ТАБЛИЦА II

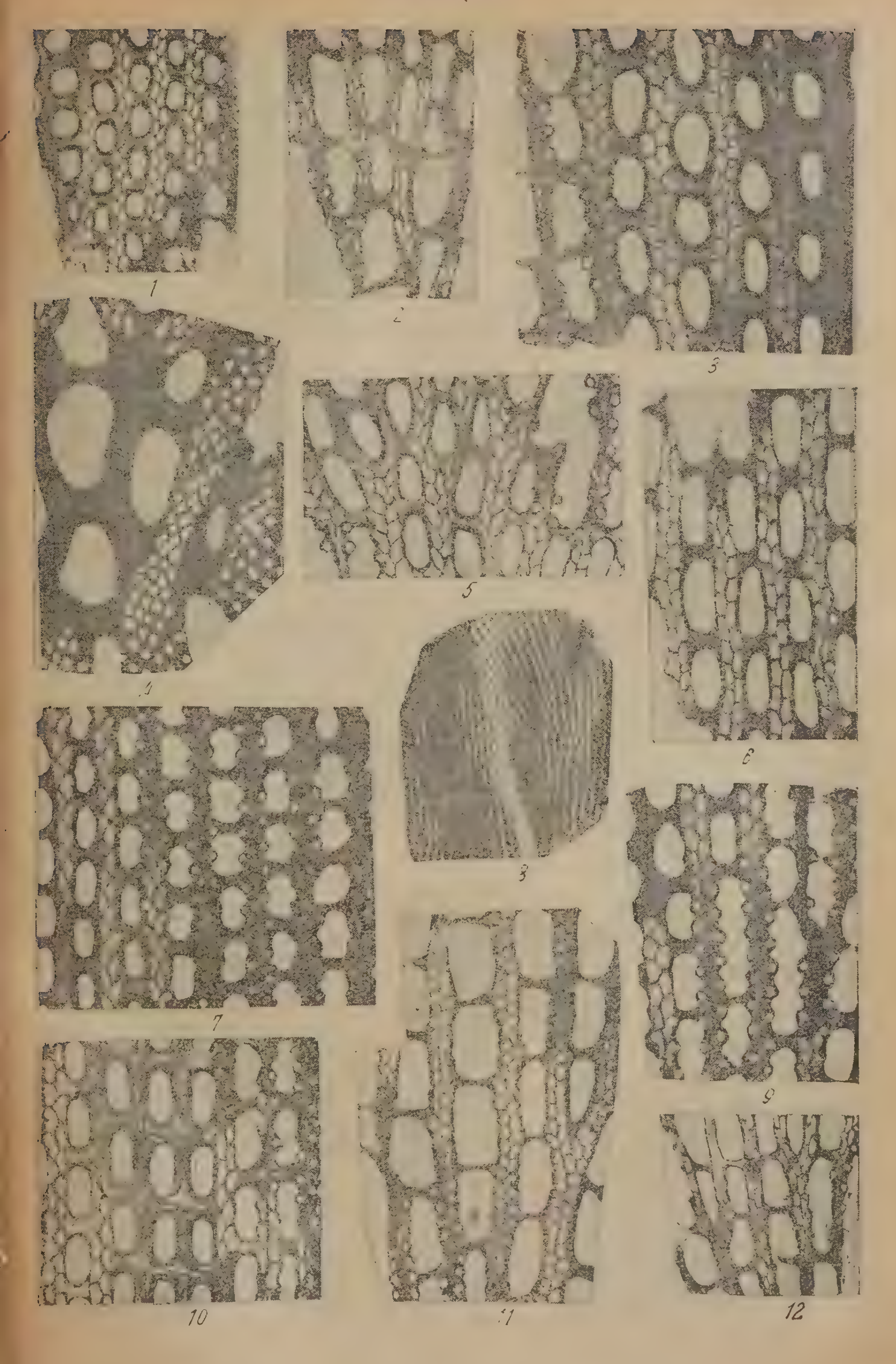
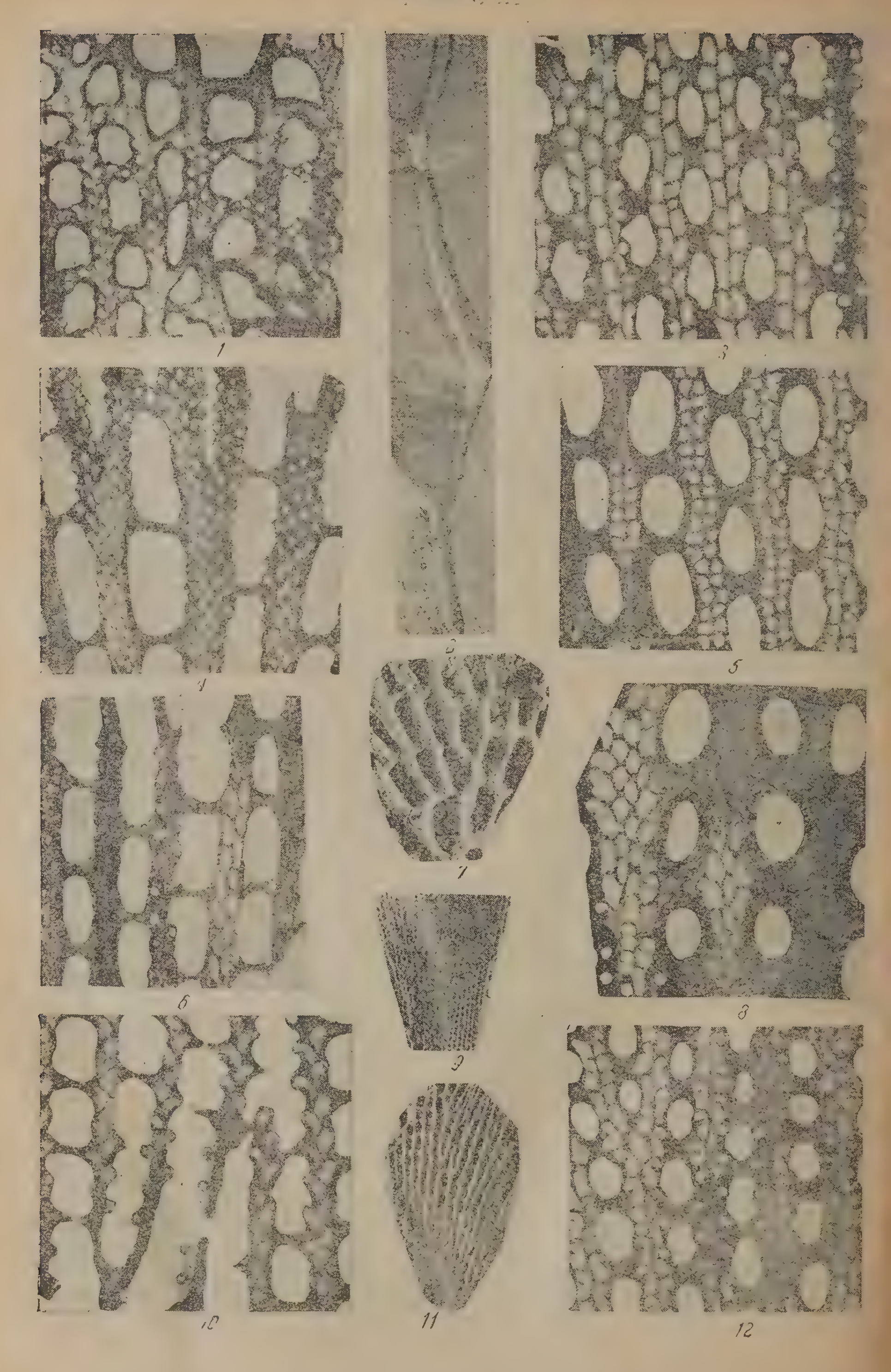
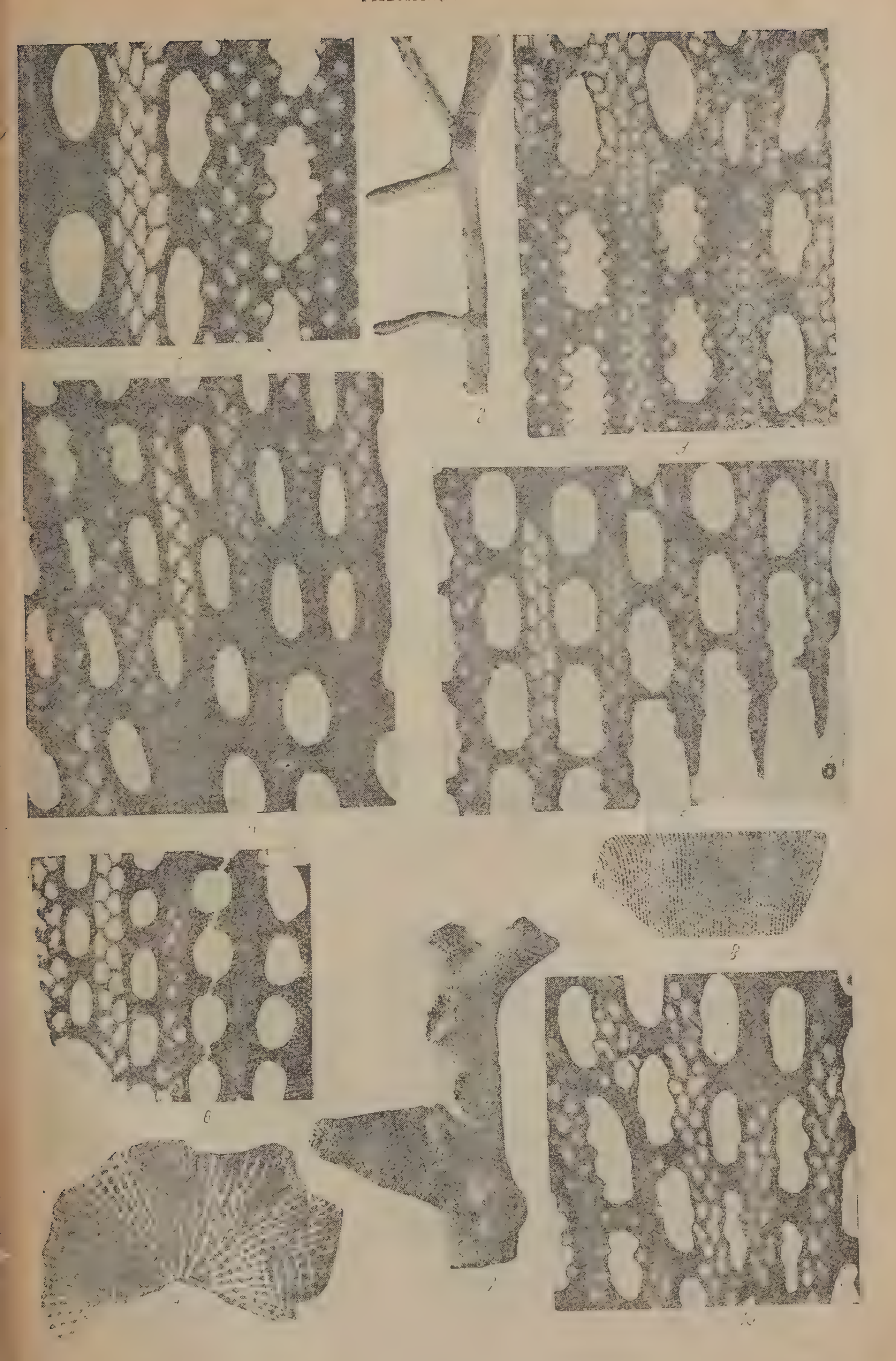
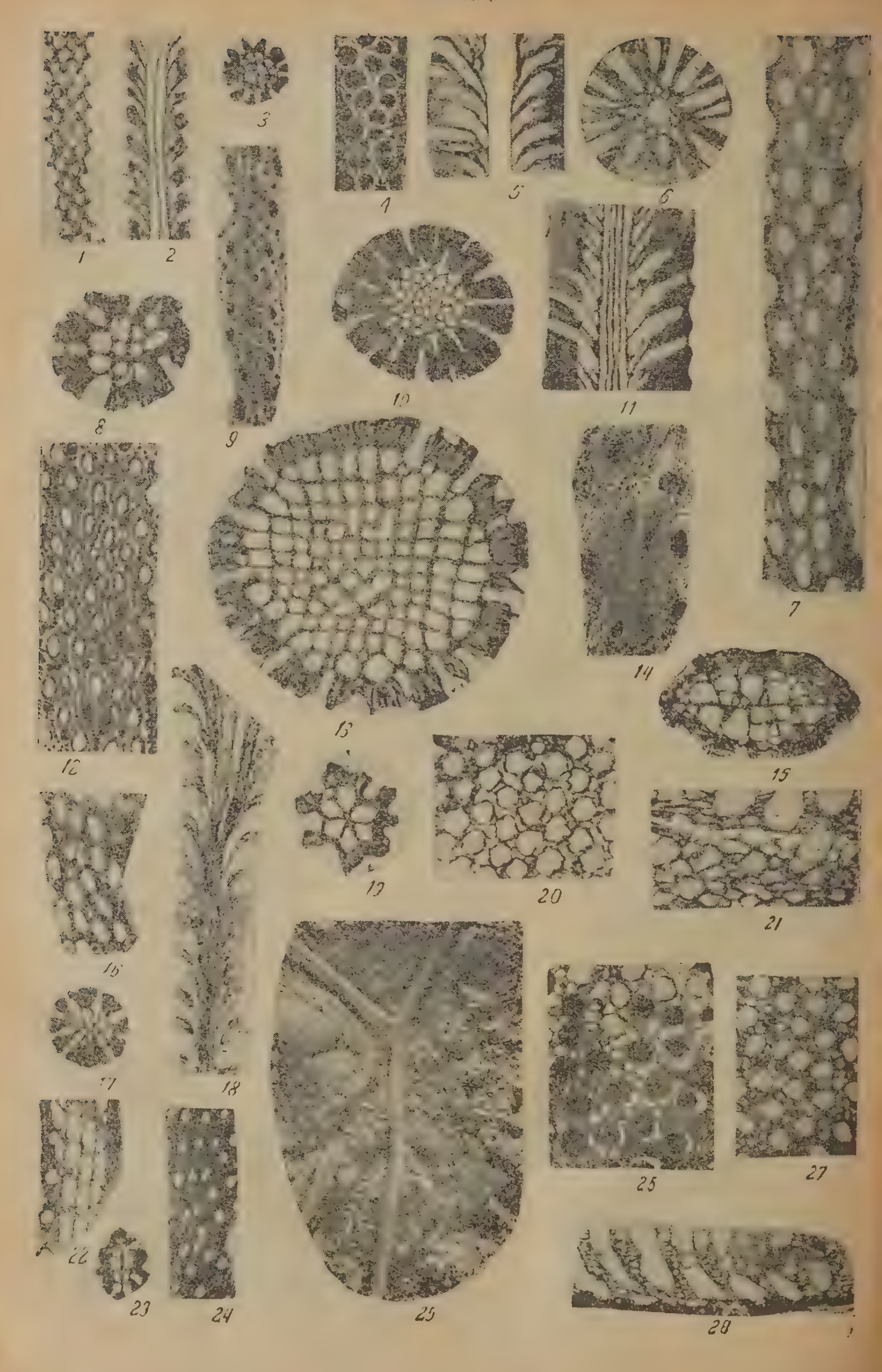


ТАБЛИЦА III






1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28

ОБЪЯСНЕНИЕ К ТАБЛИЦАМ
EXPLANATION OF THE PLATES

ТАБЛИЦА I

Фиг. 1. Fenestella sokolskyae sp. n., голотип, № 136/259, тангенц. сечение × 15. Р. Черепеть. C_I^{tsch}

Фиг. 2. Fenestella polyporata Phill., № 136/290, тангенц. сечение × 15. Р. Волга, обн. 51, выше с. Хотошина. C_I^{vn}

Фиг. 3. Fenestella pseudorudis sp. n., голотип, № 136 264, тангенц. сечение × 15. Р. Черепеть, пр. бер. в ½ км выше Знаменского парка. C_I^{tsch}

Фиг. 4. Fenestella tscherepetiensis sp. n., голотип, № 136/431, тангенц. сечение × 20. Р. Черепеть. C_I^{tsch}.

Фиг. 5. Fenestella stuckenbergi Nikif., № 136/253, тангенц. сечение × 20. Р. Черепеть. C_I^{tsch}

Фиг. 6. Fenestella okensis sp. n., голотип, № 136/288, тангенц. сечение × 15. Р. Ока. C_I^{Al}

Фиг. 7. Fenestella pseudocingulata sp. n., голотип, № 243/10, тангенц. сечение × 15. Р. Мста, д. Витцы, обн. 6. C_I^{al}, горизонт «а»

Фиг. 8. Fenestella sarytschevae sp. n., голотип, № 136/272, тангенц. сечение × 20. Волга, Бенский порог. C_I^{tr}.

Фиг. 9. Fenestella taroussensis sp. n., голотип, № 198/333, тангенц. сечение × 15. Р. Неруч, обн. 48, д. Волая. C_I^{tr}

Фиг. 10. Fenestella multispinosa Ulr. var. nov., голотип, № 136/248, тангенц. сечение × 20. Р. Ока, Лужки. C_I^{st}

Фиг. 11. Fenestella filiformis sp. n., № 243/28, тангенц. сечение × 15. Д. Селище на р. Волге при выходе из оз. Волга. C_I^{tr}, горизонт «b»

Фиг. 12. Polypora cesteriensis Ulr., № 136/243, тангенц. сечение × 10. Р. Ока, лев. бер., Лужки. C_I^{st}

PLATE I

Fig. 1. Fenestella sokolskyae sp. n., holotype, № 136/259, tangential section × 15. Cherepet river, C_I^{tsch}.

Fig. 2. Fenestella polyporata Phill., № 136/290, tangential section × 15. Volga river, Khotoschino, C_I^{vn}

Fig. 3. Fenestella pseudorudis sp. n., holotype, № 136/264, tangential section × 15. Cherepet river, Znamensky park. C_I^{tsch}

Fig. 4. Fenestella tscherepetiensis sp. n., holotype, № 136/431, tangential section × 20. Cherepet river. C_I^{tsch}

Fig. 5. Fenestella stuckenbergi Nikif., № 136/253, tangential section × 20. Cherepet river. C_I^{tsch}

Fig. 6. Fenestella okensis sp. n., holotype, № 136/288, tangential section × 15. Oka river. C_I^{Al}

Fig. 7. Fenestella pseudocingulata sp. n., holotype, № 243/10, tangential section × 15. Msta river, Vitsi C_I^{al}, horizon «a»

Fig. 8. Fenestella sarytschevae sp. n., holotype, № 136/272, tangential section × 20. Volga river at the Benskoy rapid. C_I^{tr}

Fig. 9. Fenestella taroussensis sp. n., holotype, № 198/333, tangential section × 15. Neruch river, village, Volaya. C_I^{tr}

Fig. 10. Fenestella multispinosa Ulr. var. nov., holotype, № 136/248, tangential section × 20. Oka river, Luzhki. C_I^{st}.

Fig. 11. Fenestella filiformis sp. n., № 243/28, tangential section × 15. Volga river, village Selistshe. C_I^{tr}, horizon «b»

Fig. 12. Polypora cesteriensis Ulr. № 136/243, tangential section × 10. Oka river, Lushki. C_I^{st}

ТАБЛИЦА II

Фиг. 1. Fenestella michajlovensis sp. n., голотип, № 136/438, тангенц. сечение × 20. Гор. Михайлов, пр. бер. р. Прони, д. Змеинка, карьер, обн. 81. C_I^{mkh}

Фиг. 2. Fenestella tschernyschinensis sp. n., голотип, № 136/421, тангенц. сечение × 20. Р. Черепеть. C_I^{tsch}

Фиг. 3. Fenestella benskyensis sp. n., голотип, № 136 270, тангенц. сечение × 15. Волга, Бенский порог. C_I^{tr}

Фиг. 4. Polypora vereyensis sp. n., голотип, № 136/305, тангенц. сечение × 10. Р. Проня, д. Альютова, обн. 1. C_{II}^{1}

Фиг. 5. Fenestella praeforaminosa sp. n., голотип, № 198/350, тангенц. сечение × 10. Р. Шаня, обн. 39/38. Бордуковский овраг. C_I^{st}

Фиг. 6. Fenestella protvensis sp. n., голотип, № 198/329, тангенц. сечение × 15. Р. Беспута, обн. 9/38. C_I^{pt}

Фиг. 7. Fenestella constanta sp. n., № 136/222, тангенц. сечение × 20. Васькино. C_{II}^{3}

Фиг. 8. Fenestella podolskyensis sp. n., голотип, № 136/76, × 3. Образцово. C_{II}^{3}

Фиг. 9. Fenestella bifurcata Fischer, № 136/231, тангенц. сечение × 20. Кашира. C_{II}^{2}

Фиг. 10. Fenestella podolskyensis sp. n., голотип, № 136/76, тангенц. сечение × 30. Образцово. C_{II}^{3}

Фиг. 11. Fenestella serpouchovensis sp. n., голотип, № 198/328, тангенц. сечение × 10. Обн. 18/38. Башинский овраг. C_{I}^{prt}

Фиг. 12. Fenestella kotlukovi sp. n., голотип, № 243/30, тангенц. сечение × 20. Д. Селище, р. Волга при выходе из оз. Волга. C_{I}^{tr}, горизонт «b»

PLATE II

Fig. 1. Fenestella michajlovensis sp. n., holotype, № 136/438, tangential section × 20. Mikhajlov, Pronya River. C_{I}^{mkh}

Fig. 2. Fenestella tschernyschinensis sp. n., holotype, № 136/421, tangential section × 20. Cherepet river. C_{I}^{tsch}

Fig. 3. Fenestella benskyensis sp. n., holotype, № 136/270, tangential section × 15. Volga river, at the Benskoy rapide. C_{I}^{tr}

Fig. 4. Polypora vereyensis sp. n., holotype, № 136/305, tangential section × 10. Pronya river, village Alyutova. C_{II}^{1}

Fig. 5. Fenestella praeforaminosa sp. n., holotype, № 198/350, tangential section × 10. Shanja river, Bordukovsky ravine. C_{I}^{st}

Fig. 6. Fenestella protvensis sp. n., holotype, № 198/329, tangential section × 15. Besputa river. C_{I}^{pt}

Fig. 7. Fenestella constanta sp. n., № 136/222, tangential section × 20. Vaskino. C_{II}^{3}

Fig. 8. Fenestella podolskyensis sp. n., holotype, № 136/76, × 3. Obraztsovo. C_{II}^{3}

Fig. 9. Fenestella bifurcata Fischer, № 136/231, tangential section × 20. Kashira. C_{II}^{2}

Fig. 10 Fenestella podolskyensis sp. n., holotype, № 136/76, tangential section × 30. Obraztsovo. C_{II}^{3}

Fig. 11. Fenestella serpouchovensis sp. n., holotype, № 198/328, tangential section × 10. Bashinsky ravine. C_{I}^{pr}

Fig. 12. Fenestella kotlukovi sp. n., holotype, № 243/30, tangential section × 20. Volga river, village Selistshe. C_{I}^{tr}, horizon «b»

ТАБЛИЦА III

Фиг. 1. Septopora sp. n., № 198/377, тангенц. сечение × 10. Р. Тарусса, устье Татьянинского оврага. C_{I}^{tr}

Фиг. 2. Rhombopora riasanensis sp. n., голотип, № 136/67, нат. вел. Р. Медведка. C_{III}^{0}

Фиг. 3. Archimedes mosquensis sp. n., голотип, 136/218, тангенц. сечение × 20. Пески, 2-я каменоломня. C_{I}^{4I}

Фиг. 4. Polypora helenae sp. n., голотип, № 136/21, тангенц. сечение × 20. Р. Москва, обн. 25. C_{II}^{3}

Фиг. 5. Fenestella hemiseptata sp. n., голотип, № 136/56, тангенц. сечение × 20. Пески, 2-я каменоломня. C_{II}^{4}

Фиг. 6. Fenestella praecavifera sp. n., голотип, № 136/56, тангенц. сечение × 20. Волга, обн. 3, ниже д. Федурново. C_{II}^{3}

Фиг. 7. Polypora subornamentata sp. n., № 136/80, × 2. Гжель, C_{III}^{I}

Фиг. 8. Polypora volgensis sp. n., голотип, № 136/221, тангенц. сечение × 20. Волга, Холохольня. C_{II}^{2}

Фиг. 9. Fenestella constanta sp. n., № 136/77, × 2. Елино, ст. Пески. C_{II}^{4}

Фиг. 10. Fenestella ivanovi sp. n., голотип, № 136/193, тангенц. сечение × 20. Р. Медведка. C_{III}^{0}

Фиг. 11. Polypora helenae sp. n., var. abundans var. n., № 136/61, нат. вел. Ст. Воскресенск, C_{III}^{0}

Фиг. 12. Fenestella loucinensis sp. n., голотип, № 136/227, тангенц. сечение × 20. Р. Москва, с. Луцино. C_{II}^{4}

PLATE III

Fig. 1. Septopora sp. n., № 198/377, tangential section × 10. Tarussa river. C_{I}^{tr}

Fig. 2. Rhombopora riasanensis sp. n., holotype, № 136/67, nat. size. Medvedka river. C_{III}^{0}

Fig. 3. Archimedes mosquensis sp. n., holotype, № 136/218, tangential section × 20. Peski, II. C_{II}^{4}

Fig. 4. Polypora helenae sp. n., holotype, № 136/21, tangential section × 20. Moskva river. C_{II}^{3}

Fig. 5. Fenestella hemiseptata sp. n., holotype, № 136/56, tangential section × 20. Peski, II. C_{II}^{4}

Fig. 6. Fenestella praecavifera sp. n., holotype, № 136/56, tangential section × 20. Volga river. Fedurnovo. C_{II}^{3}

Fig. 7. Polypora subornamentata sp. n., № 136/80, × 2. Gjel. C_{III}^{1}

Fig. 8. Polypora volgensis sp. n., holotype, № 136/221, tangential section × 20. Volga river, Kholokholnya. C_{II}^{2}

Fig. 9. Fenestella constanta sp. n., № 136/77, × 2. Peski, Elino. C_{II}^{4}

Fig. 10. Fenestella ivanovi sp. n., holotype, № 136/193, tangential section × 20. Medvedka river. C_{III}^{0}

Fig. 11. Polypora helenae sp. n., var. abundans var. n., № 136/31, nat. size. Voskresensk. C_{III}^{0}

Fig. 12. Fenestella loucinensis sp. n., holotype, № 136/227, tangential section × 20. Lutsino. C_{II}^{4}

ТАБЛИЦА IV

Фиг. 1. Polypora subbiarmica sp. n., голотип, № 136/3, тангенц. сечение × 20. Р. Медведка. C_{III}^{0}

Фиг. 2. Rhombotrypella composita Nikif. var. nov. № 1, № 136/68, нат. вел. Р. Медведка. C_{III}^{0}

Фиг. 3. Polypora subborealis sp. n., голотип, № 136/30, тангенц. сечение × 20. Русавкино. C_{III}^{I}

Фиг. 4. Fenestella praebasleoensis sp. n., голотип, № 136/202, тангенц. сечение × 20. Гжель. C_{III}^{1}

Фиг. 5. Fenestella supercarbonica sp. n., голотип, № 136/51, тангенц. сечение × 20. Гжель. C_{III}^{1}

Фиг. 6. Fenestella miatschkovensis sp. n., голотип, № 136/228, тангенц. сечение × 20. Пески, 2-я каменоломня. C_{II}^{4}

Фиг. 7. Rhombotrypella composita Nikif., № 136/62, нат. вел. Гжель. C_{III}^{1}

Фиг. 8. Fenestella retiformis Schloth. var. lunaris Sch.-Nest. № 136/64, нат. вел. Гжель. C_{III}^{1}

Фиг. 9. Polypora gjelensis sp. n., голотип, № 136/112, нат. вел. Гжель. C_{III}^{1}

Фиг. 10. Fenestella praevirgosa sp. n., голотип, № 136/180, тангенц. сечение × 20. Гжель. C_{III}^{1}

PLATE IV

Fig. 1. Polypora subbiarmica sp. n., holotype, № 136/3, tangential section × 20. Medvedka river. C_{III}^{0}

Fig. 2. Rhombotrypella composita Nikif. var. nov. № 1, № 136/68, nat. size. Medvedka river. C_{III}^{0}

Fig. 3. Polypora subborealis sp. n., holotype, № 136/30, tangential section × 20. Russavkino. C_{III}^{1}

Fig. 4. Fenestella praebasleoensis sp. n., holotype, № 136/202, tangential section × 20. Gjel. C_{III}^{1}

Fig. 5. Fenestella supercarbonica sp. n., holotype, № 136/51, tangential section × 20. Gjel. C_{III}^{1}

Fig. 6. Fenestella miatschkovensis sp. n., holotype, № 136/228, tangential section × 20. Peski. C_{II}^{4}

Fig. 7. Rhombotrypella composita Nikif., № 136/62, nat. size. Gjel. C_{III}^{1}

Fig. 8. Fenestella retiformis Schloth. var. lunaris Sch.-Nest., № 136/64, nat. size. Gjel. C_{III}^{1}

Fig. 9. Polypora gjelensis sp. n., holotype, № 136/112, nat. size. Gjel. C_{III}^{I}

Fig. 10. Fenestella praevirgosa sp. n., holotype, № 136/180, tangential section × 20. Gjel. C_{III}^{1}

ТАБЛИЦА V

Фиг. 1. Ascopora primitiva sp. n., голотип, № 136/470, тангенц. сечение × 17, Бобриковский район, Клинский овраг. C_{I}^{tl}

Фиг. 2. То же, продольное сечение × 17

Фиг. 3. То же, поперечное сечение × 17

Фиг. 4. Rhabdomeson schischovae sp. n., голотип, № 198/810, тангенц. сечение × 20. Р. Шаня, Бордуковский овраг. C_{I}^{st}

Фиг. 5. То же, продольное сечение × 20

Фиг. 6. То же, поперечное сечение × 20

Фиг. 7. Nikiforovella sandrae sp. n., голотип, № 136/306, тангенц. сечение × 20. Р. Проня, дер. Альютова. C_{II}^{1}

Фиг. 8. То же, поперечное сечение × 20

Фиг. 9. Ascopora stschurovensis sp. n., № 136/491, тангенц. сечение × 20. Овраг у дер. Зеновьевой Коломенского уезда. C_{II}^{3}

Фиг. 10. То же, поперечное сечение × 20

Фиг. 11. То же, продольное сечение × 20

Фиг. 12. Rhombotrypella primitiva sp. n., № 187/48, тангенц. сечение × 15. Р. Ока, окрестности Касимова, Бабинский овраг. C_{III}^{0}

Фиг. 13. То же, поперечное сечение × 15

Фиг. 14. Sulcoretepora sp. n., № 136/553, тангенц. сечение $\times$ 20. Кашира. C_{II}^{2}

Фиг. 15. То же, поперечное сечение $\times$ 20

Фиг. 16. Nikiforovella nana sp. n., № 198/813, тангенц. сечение $\times$ 20. Бордуковский овраг. C_{I}^{st}

Фиг. 17. То же, голотип, № 198/342, поперечное сечение $\times$ 20

Фиг. 18. То же, продольное сечение $\times$ 20

Фиг. 19. Nematopora ivanovi sp. n., голотип, № 136/519, поперечн. сечение $\times$ 20. Гжель. C_{III}^{1}

Фиг. 20. Fistulipora bordukovensis sp. n., № 198/395, тангенц. сечение $\times$ 20. Бордуковский овраг. C_{I}^{st}

Фиг. 21. То же, продольное сечение $\times$ 20

Фиг. 22. Sulcoretepora sp. n., № 136/471, продольное сечение параллельно срединной пластине $\times$ 10. Р. Ока, Лужки. C_{I}^{st}

Фиг. 23. То же, поперечное сечение $\times$ 10

Фиг. 24. То же, тангенц. сечение $\times$ 10

Фиг. 25. Rhabdomeson rhombiferum Phill., № 136/65, $\times$ 2. Ст. Воскресенск. C_{III}^{0}

Фиг. 26. Fistulipora distincta sp. n., № 136/110, тангенц. сечение $\times$ 10. Образцово. C_{II}^{3}

Фиг. 27. Fistulipora moorei sp. n., № 136/98, тангенц. сечение $\times$ 10. Мячково. C_{II}^{4}

Фиг. 28. То же, № 136/97, продольное сечение $\times$ 10. Р. Москва ниже Красного Стана. C_{II}^{3}

PLATE V

Fig. 1. Ascopora primitiva sp. n., holotype, № 136/470, tangential section $\times$ 17. Bobriki region, Klinsky rapid. C_{I}^{tl}

Fig. 2. Same as before, longitudinal section $\times$ 17

Fig. 3. Same as before, transverse section $\times$ 17

Fig. 4. Rhabdomeson schischovae sp. n., holotype, № 198/810, tangential section $\times$ 20. Shanja river, Bordukovsky ravine. C_{I}^{st}

Fig. 5. Same as before, longitudinal section $\times$ 20

Fig. 6. Same as before, transverse section $\times$ 20

Fig. 7. Nikiforovella sandrae sp. n., holotype, № 136/306, tangential section $\times$ 20. Pronya river, village Alyutova. C_{II}^{1}

Fig. 8. Same as before, transverse section $\times$ 20

Fig. 9. Ascopora stschurovensis sp. n., № 136/491, tangential section $\times$ 20. Kolomensky region, village Zenovyeva, rapid. C_{II}^{3}

Fig. 10. Same as before, transverse section $\times$ 20

Fig. 11. Same as before, longitudinal section $\times$ 20

Fig. 12. Rhombotrypella primitiva sp. n., № 187/48, tangential section $\times$ 15. Oka river, Kasimov, Babinsky rapid. C_{III}^{0}

Fig. 13. Same as before, transverse section $\times$ 15.

Fig. 14. Sulcoretepora sp. n., № 136/553, tangential section $\times$ 20. Kashira. C_{II}^{2}

Fig. 15. Same as before, transverse section $\times$ 20

Fig. 16. Nikiforovella nana sp. n., № 198/813, tangential section $\times$ 20. Bordukovsky ravine. C_{I}^{st}

Fig. 17. Same as before, holotype, № 198/342, transverse section $\times$ 20

Fig. 18. Same as before, longitudinal section $\times$ 20

Fig. 19. Nematopora ivanovi sp. n., holotype, № 136/519, transverse section $\times$ 20. Gjel. C_{III}^{1}

Fig. 20. Fistulipora bordukovensis sp. n., № 198/395, tangential section $\times$ 20. Bordukovsky rapid. C_{I}^{st}

Fig. 21. Same as before, longitudinal section $\times$ 20

Fig. 22. Sulcoretepora sp. n., № 136/471, longitudinal section, near the mediane lamina $\times$ 10. Oka river, Luzhki. C_{I}^{st}

Fig. 23. Same as before, transverse section $\times$ 10

Fig. 24. Same as before, tangential section $\times$ 10

Fig. 25. Rhabdomeson rhombiferum Phill., № 136/65, $\times$ 2. Voskresensk. C_{III}^{0}

Fig. 26. Fistulipora distincta sp. n., № 136/110, tangential section $\times$ 10. Obraztsovo. C_{II}^{3}

Fig. 27. Fistulipora moorei sp. n., № 136/98, tangential section $\times$ 10. Myatshkovo. C_{II}^{4}

Fig. 28. Same as before, № 136/97, longitudinal section $\times$ 10. Moskva river, downstream of Krasny Stan. C_{II}^{3}

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1—2, 1942 Classe des sciences biologiques

О. М. МАРТЫНОВА

ПЕРМСКИЕ MECOPTERA ИЗ ЧЕКАРДЫ И КАРГАЛЫ

(*Представлено академиком* А. А. Борисяком)

Настоящая статья является результатом обработки сборов ископаемых Mecoptera, сделанных в разное время Е. В. Пермяковой в окрестностях деревни Чекарды (Средний Урал) и мной в 1938 г. на отвалах Каргалинских медных рудников (Чкаловская область).

Mecoptera Чекарды — отпечатки очень плохой сохранности; они остались необработанными покойным А. В. Мартыновым; список форм этого местонахождения они дополняют двумя новыми видами. Особый интерес представляют Mecoptera из Каргалы, откуда описан до сих пор только один вид по сильно деформированному отпечатку; он был поэтому ошибочно определен Ю. М. Залесским (Zalessky, 1933) как представитель Protoperlaria.

Mecoptera Каргалы трудно поддаются обработке, так как все отпечатки представляют собой два крыла, наложенных одно на другое. Это явление заставляет предполагать, что фоссилизация образцов происходила в участках водоема со спокойной водой.

Всего из перми СССР известно 10 родов одного семейства Permochoristidae Till.; их различия ясны из следующей таблицы:

1 (5) RS четырехветвистая.

2 (3, 4) RS_{1+2} равна или незначительно длинее RS_{3+4}; общий ствол RS равен RS_{1+2}; развилок RS_{1+2} много длиннее своего стебля . . . . Petromantis Handl.

3 (2, 4) RS_{1+2} равна или незначительно длиннее RS_{3+4}; общий ствол RS короче RS_{1+2}; развилок RS_{1+2} равен своему стеблю или короче его . . . . Petrochorista Mart.

4 (2, 3). RS_{1+2} вдвое (и более) длиннее RS_{3+4}; общий ствол RS короче RS_{1+2}; развилок RS_{1+2} равен или почти равен своему стеблю . . . . Permochorista Till.

5 (1). RS дает более четырех ветвей.

6 (10). RS пятиветвистая.

7 (8, 9). Добавочный развилок есть на RS_2; SC изогнутая, с длинными косыми ветвями . . . . Protopanorpa Till.

8 (7, 9). Добавочный развилок есть на RS_4; SC мало изогнутая, с ветвями менее длинными и менее косыми, чем у Protopanorpa . . . . Agetochorista Mart.

9 (7, 8). Добавочный развилок есть на RS_1; SC прямая, с одной ветвью или совсем без ветвей . . . . Parachorista Till.

10 (6). RS дает более пяти ветвей.

11 (12). RS шестиветвистая. Добавочные развилки на RS_1 и RS_2; M шестиветвистая, с добавочными развилками на M_1 и M_3 . . . . Kamopanorpa Mart.

12 (11). RS образует более шести ветвей.

13 (14, 15). RS дает 6 или 7 ветвей; добавочные развилки есть на RS_2 и RS_4; SC изогнутая, с тремя ветвями, не очень косыми; M имеет добавочные развилки на M_2 и M_4 . . . . Oochorista Mart.

14 (13, 15). RS дает 10 ветвей; добавочные развилки на всех четырех ветвях RS, на RS_{1a} и RS_{4b}; SC изогнутая, с 4 длинными косыми ветвями; M дает добавочные развилки на M_1 и M_2 . . . . . . Sylvopanorpa Mart.

15 (13, 14). RS изменчивая и дает от 6 до 9 ветвей; добавочные развилки есть на разных ветвях; SC довольно короткая и прямая, без ветвей или с одной ветвью; M дает добавочные развилки на M_1 и M_3 . . . . Permopanorpa Till.

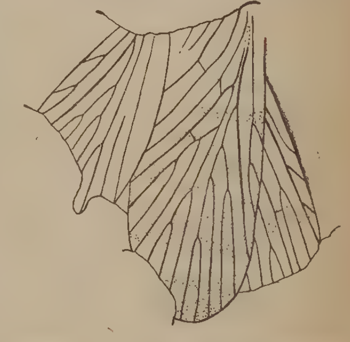
Agetochorista permiana sp. n.

Фиг. 1; табл., ф. 1

Экземпляр № 12/118 (обратный отпечаток), берег р. Сылвы у д. Чекарды, 1936. З. Цзю.

Довольно хорошо видно переднее крыло, наложенное на заднее. Заднее крыло лишено апикальной части, основание его прикрыто передним крылом.

Длина переднего крыла 7 мм. Костальный край слабо выпуклый, почти прямой. SC прямая, почти параллельная костальному краю, с тремя короткими и не очень косыми ветвями; R прямая, несколько отдаленная от SC в области начала RS. RS отходящая почти от средины R. Основной ствол RS равен RS_{1+2}; RS_{3+4} разветвляется немного раньше, чем RS_{1+2}; RS_4 образует развилок, равный по длине своему стеблю. M разветвляется немного раньше, чем RS, образуя развилки M_2 и M_4. CuA сильная, сливающаяся с M несколько базальнее начала RS, соединяющаяся с основанием M_4 поперечной слабой жилкой. CuP слабая, едва заметная. Анальных жилок три; они не очень косые; A_1 и A_2, связанные поперечной жилкой, в этом месте A_1 и A_2 слегка искривлены, приближаясь одна к другой.



Фиг. 1. Agetochorista permiana sp. n.

Заднее крыло видно только частично. SC короткая, кончающаяся на C, связанная с R короткой, косой поперечной жилкой. Дистальный конец R дает две косых ветки, точно таких же, как SC на переднем крыле.

Крылья покрыты неправильными поперечными полосами, расположенными так же, как и у Agetochorista splendida Mart., но несколько более интенсивно окрашены, чем у последней.

Agetochorista permiana sp. n. очень близка к A. splendida Mart. с реки Сояны: имеет такой же почти прямой костальный край, общее расположение жилок, искривление A_1 и A_2 и поперечную жилку между ними.

Новый вид отличается от A. splendida Mart. более коротким стволом RS, начинающимся несколько дистальнее, более дистальным началом ветвления RS_{3+4} и меньшими размерами.

Agetochorista (?) sp.

Фиг. 2 и 3

Экземпляр № 100/118 (отпечатки прямой и обратный), берег р. Сылвы у д. Чекарды, 1936. З. Цзю.

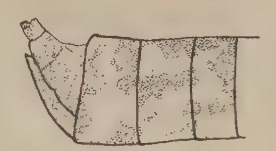
Сохранились голова, грудь, три ноги, брюшко самки с гениталиями и крылья, одно переднее крыло перевернуто и откинуто назад, три другие

наложены одно на другое и частично подвернуты. Жилкование почти не сохранилось; с трудом удалось разобрать, что SC довольно длинная, трехветвистая, типа Agetochorista. Длина переднего крыла 9,25 мм.

На основании характера SC, костального края, формы и размеров крыла я отношу это насекомое к роду Agetochorista лишь со знаком вопроса.



Фиг. 2. Agetochorista sp.; рисунок всего отпечатка



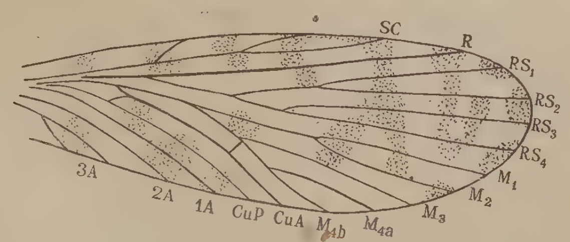
Фиг. 3. Agetochorista sp.; конец брюшка при большом увеличении

Голова типа Choristidae, с довольно коротким rostrum; едва намечен овал довольно крупного глаза; усики не сохранились. Грудь сохранилась плохо; видны две передние ноги и одна задняя; femur в два раза короче tibia; tarsus пятичлениковый; 1-й членик его длинный, равный по длине 2-му и 3-му вместе взятым; на третьей паре ног видны coxa и trochanter; ни шипов, ни коготков не сохранилось. Брюшко цилиндрическое; 7-й его членик неизмененный, 8-й чуть шире предыдущего. Вентральная пластинка 9-го сегмента умеренной ширины в основании, недлинная, доходящая до средины 10-го сегмента, сбоку (фиг. 3) с небольшим выступом; вершина пластинки, очевидно, заостренная. Cerci, судя по их первому слитому членику, короткие. Устройство генитального аппарата самки чрезвычайно похоже на таковое у современных видов отряда.

Permochorista mirabilis sp. n.

Фиг. 4 и 5; табл., фиг. 2

Экземпляр № 199/233, Каргалинские медные рудники, Кузьминовские отвалы, 1938 г. О. М. Мартынова. Прямой и обратный отпечатки левых

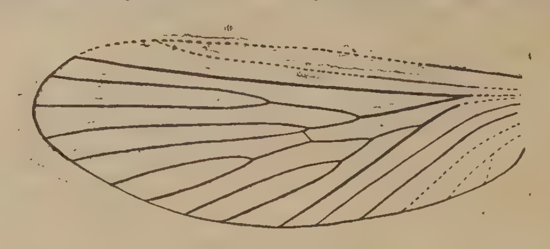


Фиг. 4. Permochorista mirabilis sp. n.; переднее крыло

крыльев, наложенных одно на другое. Рисунок переднего крыла (фиг. 4) сделан с обратного отпечатка, рисунок заднего (фиг. 5) — с положительного.

Длина переднего крыла 11 мм, ширина 3,55 мм. Заднее крыло немного шире и короче переднего.

Переднее крыло довольно узкое. Передний край слегка выпуклый. SC длинная, составляет $^4/_5$ длины всего крыла, трехветвистая. Развилок SC,



Фиг. 5. Permochorista mirabilis sp. n.; заднее крыло

образуемый SC_1 и SC_2, сильно косой. R совершенно прямая и сильная, не дающая изгиба ни в дистальной части, ни в месте прикрепления RS. RS отходит от R в конце первой трети крыла. Ствол RS равен по длине стволу RS_{1+2}. RS_{3+4} равен двум третям RS_{1+2}. Развилки RS длинные, RS_{3+4} длиннее RS_{1+2}, ветви простые. M слегка изогнутая в основании, дает 5 ветвей; M_1, M_2 и M_3 простые; добавочный развилок только на M_4. M начинает ветвиться против средины ствола RS. CuA слегка вогнутая в дистальной части, что происходит от наличия сильной поперечной жилки, соединяющей ее с основанием M_4. CuA оканчивается у-образной фигурой с равными по длине ветвями; CuP слабая, едва заметная. Анальные жилки косые. A_3 дает дистальный развилок. Поперечные жилки, кроме m_4-cua, отсутствуют. Крыло покрыто округлыми темными пятнами.

В заднем крыле передний край и SC не сохранились, но по характеру R, которая так же пряма, как и в переднем крыле, можно предполагать, что SC должна быть длинной. RS отходит от R несколько базальнее, чем на переднем крыле, и ствол RS несколько длиннее RS_{1+2}. M четырехветвистая; CuA сливается с M, не образуя у-образной фигуры; анальные жилки расположены так же, как и в переднем крыле.

По форме крыла и жилкованию описываемый новый вид напоминает австралийскую Permochorista osbornei Till., но значительно меньше ее. P. osbornei Till. отличается от нашего вида: изогнутой R, более коротким развилком RS_{1+2} и присутствием короткого развилка на M_2, возможно существующего не у всех экземпляров этого вида.

От всех северорусских видов Permochorista этот вид отличается узкими крыльями, длинной SC, пятиветвистой, а в заднем крыле четырехветвистой M и очень прямой R, чем больше всего напоминает ивагорскую P. nigromaculata Mart.

Что касается рисунка, то так как крылья наложены одно на другое, трудно сказать, которому из них пятна принадлежат; возможно, что слившиеся в полосы пятна суть не полосы, а пятна разных крыльев. Расположение пятен очень напоминает таковое у ивагорской формы P. nigromaculata Mart.

Permochorista minuta G. Zal.

Фиг. 6

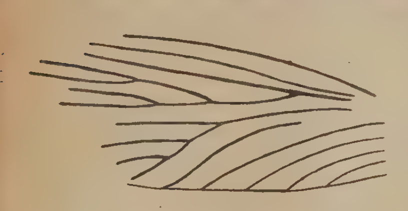
Caenoptilon minutum G. Zalessky. Ann. Soc. Géolog. du Nord, 1933, 57, Lille, p. 141

Экземпляры № 5/4267 (—) и 6/4267 (+), Каргалинские медные рудники, Уральские отвалы, Колл. Всесоюзного геол.-исслед. института (ВСЕГЕИ).

Благодаря любезности А. В. Фаас удалось изучить эти отпечатки, описанные Ю. М. Залесским. К сожалению, обратный отпечаток сильно разрушился, и сделать с него рисунок не было никакой возможности.

Рисунок (фиг. 6) сделан с положительного отпечатка при помощи рисовального аппарата. Экземпляр очень плохой сохранности, на светлосером мергеле, с очень неровной поверхностью.

Длина сохранившейся части переднего крыла 9 мм, ширина 3,5 мм. Длина всего крыла — приблизительно 11 мм. Передний край слегка выпуклый, SC тоже. В действительности C и SC, очевидно, прямые, и выпуклость их кажущаяся, вызванная неровностью породы. R прямая; RS начинается довольно близко к основанию. RS четырехветвистая; общий ствол RS равен по длине стеблю RS_{1+2}; RS_{3+4} немного длиннее половины длины RS_{1+2}; развилки RS длинные. M начинает ветвиться почти на одном уровне с RS, немного базальнее. CuA сильная, изогнутая параллельно M_4; соединения ее с M не видно на отпечатке. Очевидно, CuA образует у-образную фигуру. CuP слабая. Анальные жилки довольно косые.



Фиг. 6. Permochorista minuta G. Zal. переднее крыло

Рисунок Ю. М. Залесского, изображающий Caenoptilon minutum G. Zal., сделан при помощи ручной лупы, поэтому он не точен. Никаких ветвей SC я не обнаружила, как и поперечных жилок между M_3 и M_4 и поперечной жилки m-cua. Между CuA и CuP изображена еще жилка, которая принадлежит другому крылу, на которое наложено было изображаемое нами крыло.

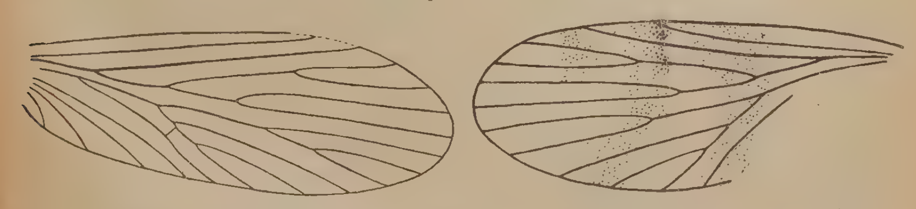
Caenoptilon minutum G. Zal. с уверенностью отношу к роду Permochorista Till. Этот вид очень близок к P. mirabilis O. Mart. и P. kargalensis O. Mart. От последнего отличается большей длиной и более прямой R. Характер же ветвления RS почти такой же, как и у P. mirabilis. От последнего P. minuta отличается отсутствием ветвей SC и более ранним началом ветвления M. Рисунка, очевидно, нет. Расположение анальных жилок такое же, как у P. kargalensis.

Permochorista minuta — единственный представитель Mecoptera, найденный в Уральских отвалах.

Permochorista kargalensis sp. n.

Фиг. 7 и 8; табл., фиг. 3, 4

Экземпляр № 199/218, прямой и обратный отпечатки переднего и заднего крыльев, наложенных одно на другое; № 199/151, прямой и обратный отпечатки тоже наложенных одно на другое крыльев; № 199/142, прямой отпечаток переднего крыла. Каргалинские медные рудники, Кузьминовские отвалы, 1938 г., О. Мартынова.



Фиг. 7. Permochorista kargalensis sp. n.; переднее крыло

Фиг. 8. Permochorista kargalensis sp. n.; заднее крыло

Рисунок переднего (фиг. 7) крыла сделан с обратного отпечатка экземпляра № 199/218. Этот отпечаток представляет собой три наложенных одно на другое крыла; разобрать их жилкование трудно, а заднего крыла — почти невозможно. Поэтому рисунок заднего крыла (фиг. 8)

сделан с отпечатка № 199/151а, который представляет тоже наложенные одно на другое переднее и заднее крылья.

Длина переднего крыла 7,2 мм, наибольшая ширина 2,9 мм. Крыло узкое, с закругленной апикальной частью. SC прямая, без ветвей, равная двум третям длины крыла. R слегка изогнутая в базальной части, но от места отхождения RS идущая совершенно прямо до края крыла. RS начинается довольно близко от основания крыла, на расстоянии $^1/_5$ длины R. RS четырехветвистая, ветви ее простые, без добавочных развилков. Ствол RS равен по длине стволу RS_{3+4}, который в два раза короче RS_{1+2}; развилки его довольно длинные. M образует 6 ветвей; добавочные развилки на M_2 и M_4. M начинает ветвиться на одном уровне с началом ветвления RS. CuA сильная, связанная поперечной жилкой с основанием M_4, прямая, слегка вогнутая по отношению к M_4 дистальнее поперечной жилки, CuA в основании сливающаяся с M, без образования у-фигуры. CuP слабая. Анальные жилки довольно косые; A_3 маленькая. Поперечных жилок нет.

Длина заднего крыла 7 мм. На заднем крыле SC много короче, чем на переднем, оканчивается на C на уровне начала развилка RS_{3+4}. R четырехветвистая; RS_{1-4} немного короче RS_{1+2}. Развилок RS_{1+2} равен своему стеблю; RS_{3+4} немного больше половины длины RS_{1+2}. M пятиветвистая, добавочный развилок образует M_4. Заметен бледный рисунок в виде неправильных поперечных полос. Очень смутно виден рисунок и на переднем крыле экземпляра № 199/218, но его очень трудно воспроизвести из-за сильно выступающих железистых пятен.

По форме и жилкованию крыльев P. kargalensis очень напоминает австралийских Permochorista, именно P. mitchelli Till. и P. australica Till. Но в то же время она резко отличается от них полным отсутствием поперечных жилок, что сближает эти два австралийских вида с современной Taeniochorista pallida Esb.-Pet. От наших северорусских видов отличается узким передним крылом и неветвистой SC.

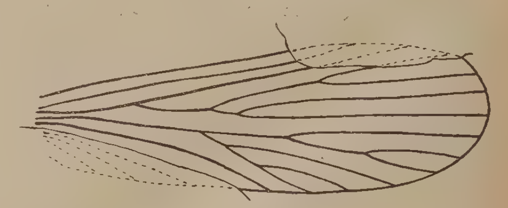
Permochorista ingloria sp. n.

Фиг. 9; табл., фиг. 5

Экземпляр № 199/148, прямой и обратный отпечатки, Каргалинские медные рудники, Кузьминовские отвалы, 1938 г., О. Мартынова.

Довольно хорошо сохранившееся переднее крыло. Рисунок сделан с обратного отпечатка.

Длина крыла 8 мм, ширина 2,7 мм. Костальное поле узкое; SC — прямая, несколько длиннее, чем у предыдущего вида. R прямая, слегка изогнутая в базальной части, в месте отхождения RS. RS дает четыре ветви; развилок RS_{1+2} немного длиннее своего стебля; развилок RS_{3+4} длинный; его ствол в 6 раз короче ствола RS_{1+2}. RS начинается немного дистальнее, чем у предыдущего вида. M также шестиветвистая, с развилками на M_2 и M_4. CuA сильная, косая, с M не соединяющаяся. CuP и анальные жилки не сохранились. Крыло длинное и узкое, с закругленной апикальной частью. Поперечных жилок нет.



Фиг. 9. Permochorista ingloria sp. n.; переднее крыло

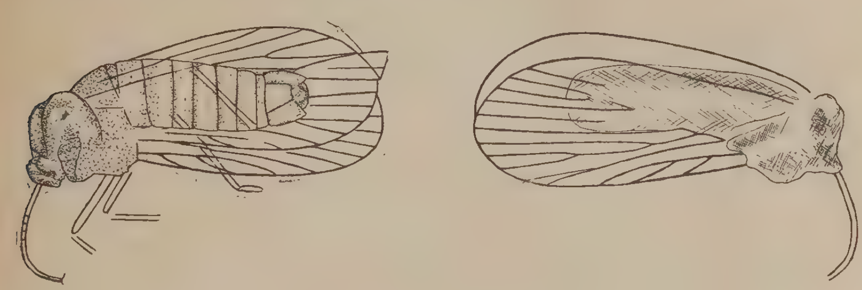
Permochorista ingloria sp. n. очень близка к P. kargalensis O. Mart. и отличается от нее главным образом формой крыла, короткой RS_{3+4} и CuA, не сливающейся с M.

Parachorista (?) uralensis Mart.

Фиг. 10 и 11; табл., фиг. 6

Экземпляр № 99/6, прямой и обратный отпечатки. Берег р. Сылвы у д. Чекарды. 1931 г., Е. В. Пермякова.

Один рисунок (фиг. 10) сделан с обратного отпечатка, другой (фиг. 11) — с прямого.



Фиг. 10—11. Parachorista (?) uralensis Mart.; рисунок с обратного и прямого отпечатков

Видны части головы и усики; rostrum обломан; грудь совершенно деформирована, хорошо видно брюшко сбоку, а с дорзальной стороны — конец его. Крылья наложены одно на другое, кроме того они частично подвернуты, и жилкование их очень плохо различимо; кое-что можно разобрать на прямом отпечатке, на котором совершенно не видно брюшка и гениталий.

Длина крыла 5,5 мм. SC с тремя ветвями типа Petromantis или же Parachorista pincombeae Till. из Австралии. У соянской Parachorista opposita Mart. SC простая, такая же, как и у P. (?) uralensis Mart., но я не уверена, что у чекардинского типа P. (?) uralensis Mart. SC простая: тип очень плохой сохранности, субкостальное поле деформировано, так что с уверенностью говорить о форме его SC нельзя; R сильно изогнута в месте отхождения RS, после отхождения идет совсем прямо. Ветвление RS у описываемого экземпляра совсем такое же, как и у P. (?) uralensis Mart. Изображенные на фиг. 11 SC и R принадлежат одному крылу, а RS и M — другому. Ствол M, очевидно, несет 6 ветвей, с развилками на M_2 и M_4. Анальные жилки сильно косые, как у типа. Поперечных жилок и рисунка не видно. Так как жилкование сохранилось очень плохо и детальнее рассмотреть его нельзя, то опять приходится этот вид причислять к роду Parachorista провизорно, со знаком вопроса.

Брюшко ♂ цилиндрическое, типа Choristidae, с неизмененными 7-м и 8-м члениками; 8-й сегмент немного у́же 7-го; дорзальная пластинка короткая и довольно широкая в основании, с тупой, несколько вогнутой вершиной. Хорошо виден 1-й членик гонопод; они широкие, цилиндрические, срезанные на конце; края их почти не закругленные; 2-й членик гонопод неясный (виден только наружный его контур), но, очевидно, он небольшой и тонкий, значительно меньше и тоньше 1-го членика. Ноги почти не видны, равно как и усики; отпечатавшийся усик, очевидно, обломан и должен быть длиннее, чем на рисунке.

Очень трудно сказать что-нибудь определенное о P. (?) uralensis, имея перед собой столь плохо сохранившиеся остатки. Нельзя отрицать ее сходства с Kamopanorpa.

На рисунке А. В. Мартынова M у этого вида дает развилок, как у Kamopanorpa; как с этим обстоит дело у экземпляра № 99/6, я с уверенностью сказать не могу, очень плохо видна эта часть крыла.

К этому же виду, очевидно, принадлежит экземпляр № 212/19 (Чекарда, берег р. Сылвы, 1938 г., Е. В. Пермякова): это самка со сложенными крыльями. Размер ее 5,5 мм. Описанные части R, RS, SC на этом экземпляре такие же, как на экземпляре № 99/6.

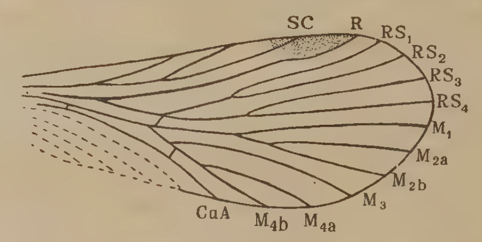
Petromantis stigma sp. n.

Фиг. 12; табл., фиг. 7

Экземпляр № 199/162, прямой и обратный отпечатки, Каргалинские медные рудники, Кузьминовские отвалы, 1938 г., О. Мартынова.

Отпечаток переднего крыла хорошей сохранности; не видны лишь CuP и анальные жилки.

Длина крыла 7 мм, ширина 8 мм. Костальное поле широкое; SC длинная, кончающаяся внутри птеростигмы, с тремя ветвями; ветви длинные и косые. R изогнутая, почти параллельна также изогнутой SC; дистальная часть R изогнутая, огибает большую коричневую птеростигму. Радиальное поле в два раза у́же костального. RS отходит от R в первой трети крыла. Ствол RS равен по длине RS_{1+2} и RS_{3+4}, которые также равны между собой. Место разветвления соединено косой поперечной жилкой с точкой разветвления M. M дает 6 ветвей; CuA изогнутая, связанная двумя поперечными с M_4, и M_1, но не сливающаяся с ней.



Фиг. 12. Petromantis stigma sp. n.; переднее крыло

И по форме, и по жилкованию крыло чрезвычайно напоминает P. kamensis Mart., отличаясь более широким костальным полем и более длинными RS, RS_{1+2} и RS_{3+4}, а также наличием крупной коричневой птеростигмы. Крыло P. stigma sp. n. из Каргалы немного короче и соответственно у́же, чем у P. kamensis Mart. с Тихих Гор.

Kamopanorpa fasciipennis sp. n.

Фиг. 13; табл., фиг. 8

В коллекции Палеонтологического института Академии Наук СССР среди отпечатков насекомых, собранных на берегу р. Сылвы у д. Чекарды, нашлось 6 экземпляров, принадлежащих к этому виду. Описание вида и рисунок сделаны с обратного отпечатка № 58/118; это прямой и обратный отпечатки одного и того же экземпляра.

Длина крыла 5,5 мм. Довольно хорошо видно жилкование передних крыльев, но его совершенно невозможно разобрать на задних крыльях. Костальный край выпуклый; костальное поле довольно широкое. SC четырехветвистая. R совершенно прямая. RS начинается почти у основания крыла и разделяется на две ветви немного базальнее начала SC_1. Стебель RS_{3+4} очень короткий, в 4 раза короче стебля RS_{1+2}; RS_3 и RS_4 простые, несколько вогнутые назад; RS_1 и RS_2 образуют развилки, что типично для рода Kamopanorpa. Развилок RS_1 немного длиннее своего стебля; развилок RS_2 в 1,5 раза короче своего стебля. M пятиветвистая; развилок есть только на M_1; три другие ветви M простые,

что необычно для Kamopanorpa, но объяснять отсутствие развилка на M_3 тем, что это заднее крыло, нельзя: выпуклый передний край, длинная ветвистая SC, CuA, не сливающаяся с M, говорят за то, что мы имеем дело с крылом передним.



Фиг. 13. Kamopanorpa fasciipennis sp. n.

У экземпляра № 36/118 жилкование очень плохо различимо, но по расположению некоторых жилок можно почти с уверенностью сказать, что у него есть добавочные развилки на M_1 и M_3. Вероятно, у экземпляра № 58/118 отсутствие добавочного развилка на M_3 случайно, в порядке индивидуальной изменчивости. CuA сильная, прямая, с M не сливающаяся. Судя по изгибу M_{3+4}, выпуклой стороной направленному к CuA, здесь существует поперечная жилка cua-m_{3+4}. CuP слабая и почти не различимая, как и анальные жилки. Поперечных жилок нет.

Поперек крыла проходят 4 ясные, но бледные полосы и несколько пятен у апикального края, в основании костального поля и в месте разветвления RS_{1+2}. Остальные экземпляры этого вида (самки №№ 212/1 (+ и —), 3/168, 4/168, 36/118 и 99/4) очень плохой сохранности, но крылья в той или иной степени подтверждают принадлежность и их к этому виду.

На отпечатке № 212/1 видна голова, правда, очень плохой сохранности и деформированная, но все-таки можно сказать, что она очень похожа на рисунок Carpenter'a головы Permopanorpa inaequalis Till.; она такая же маленькая, с короткими rostrum и небольшими глазами.

Нет ни одного отпечатка тела с сохранившимися гениталиями самца, чтобы по ним можно было точнее определить систематическое положение этого рода.

K. fasciipennis sp. n. очень близка к K. rotundipennis Mart. и по жилкованию, и по форме крыла. У описываемого вида SC четырехветвистая, а у K. rotundipennis трехветвистая, хотя возможно, что у последней SC имела 4 ветви, но одна из них не сохранилась; за это говорит очень сходное расположение SC_1, SC_3 и SC_4 у обоих сравниваемых видов.

Наш вид резко отличается от других видов этого рода совершенно прямой R (в то время как у K. lata Mart. и K. rotundipennis Mart. дистальная часть R дает небольшой загиб вперед) и коротким стеблем RS_{3+4}.

K. fasciipennis несколько примитивнее вида с Сояны и с Тихих Гор; это лишний раз подтверждает принадлежность насекомоносного слоя Чекарды к более древнему слою, чем северорусские.

Итак, для Чекарды и Каргалы можно дать следующий список видов:

Чекарда
Chekarda

1. Agetochorista intermedia Mart.
2. » tillyardi Mart.
3. » permiana sp. n.
4. » sp.
5. Sylvopanorpa carpenteri Mart.
6. Permochorista sylvaensis Mart.
7. Parachorista (?) uralensis Mart.
8. Kamopanorpa fasciipennis sp. n.

Каргала
Kargala

1. Permochorista mirabilis sp. n.
2. » kargalensis sp. n.
3. » minuta G. Zal.
4. » ingloria sp. n.
5. Petromantis stigma sp. n.

Таблица географического распространения пермских Mecoptera[1]

Канзас Kansas	Нов. Южный Уэллс New South Wales	Сояна Sojana	Тихие Горы Tikhie Gory	Каргала Kargala	Чекарда Chekarda
Subordo Protomecoptera		—	—	—	—
f. Platychoristidae Till.	—	—	—	—	—
1. Platychorista Till. (1)	—	—	—	—	—
—	f. Protomeropidae	—	—	—	—
—	1. Permomerope Till. (1)	—	—	—	—
Subordo Eomecoptera					
Fam. Permochoristidae					
2. Protochorista Till. (1)	—	—	—	—	—
3. Protopanorpa Till. (1)	—	1. Protopanorpa Till. (1)	—	—	—
4. Permopanorpa Till. (3)	—	2. Permopanorpa Till. (2)	—	—	—
5. Lithopanorpa Carp. (1)	—	—	—	—	—
6. Agetopanorpa Carp. (1)	—	—	—	—	—
—	—	3. Agetochorista Mart. (7)	—	—	4. Agetochorista Mart. (4)
—	—	4. Oochorista Mart. (1)	—	—	—
—	—	5. Petromantis Handl. (4)	1. Petromantis Handl. (3)	1. Petromantis Handl. (1)	—
—	—	—	—	—	2. Sylvopanorpa Mart. (1)
—	2. Permochorista Till. (11)	6. Permochorista Till. (7)	2. Permochorista Till. (1)	2. Permochorista Till. (4)	3. Permochorista Till. (1)

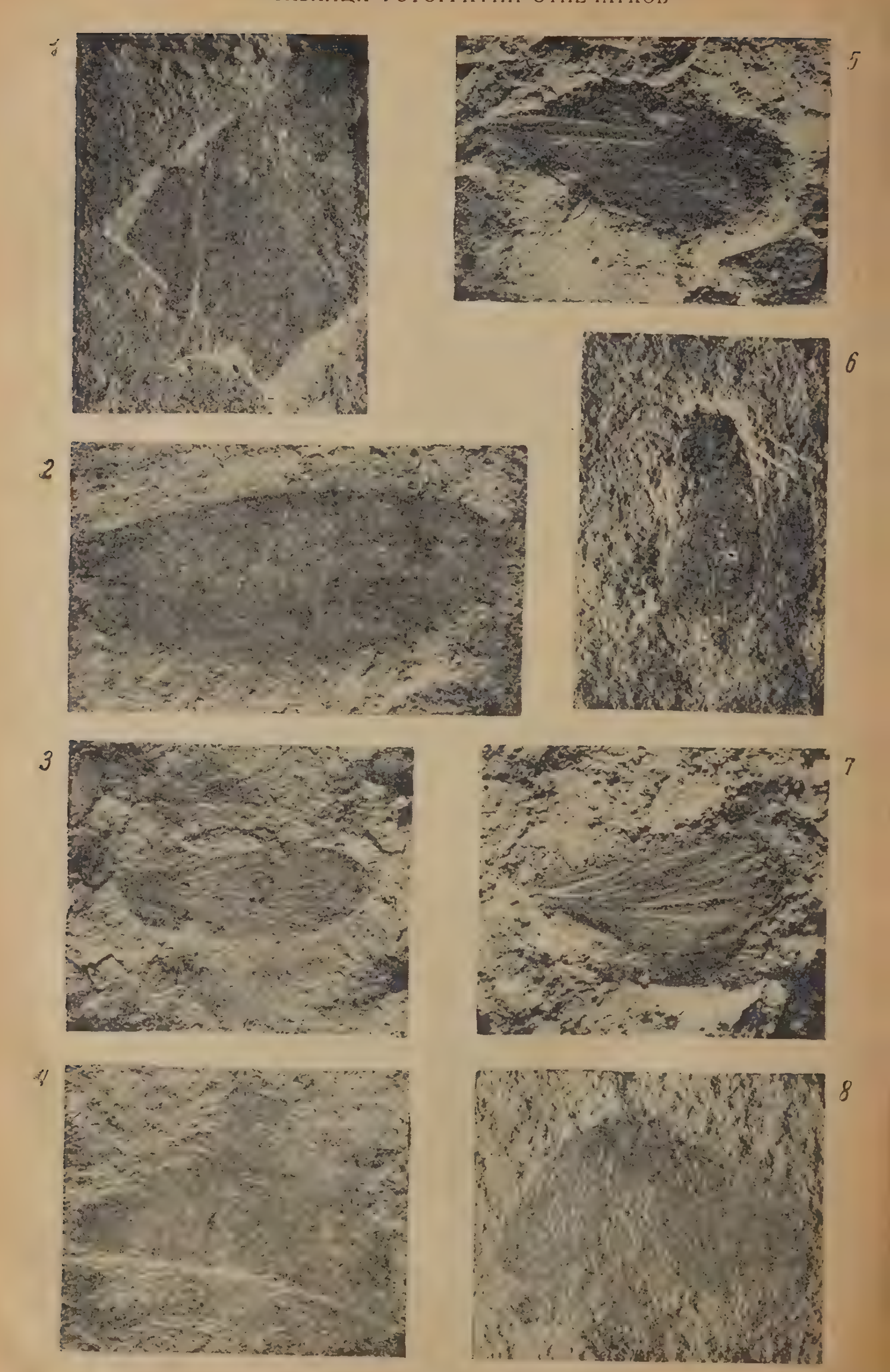
[1] Цифры в скобках указывают число видов.

Канзас Kansas	Нов. Южный Уэллс New South Wales	Сояна Sojana	Тихие горы Tikhie Gory	Каргала Kargala	Чекарда Chekarda
—	—	7. Petrochorista Mart. (2)	3. Petrochorista Mart. (3)	—	—
—	3. Parachorista Till. (1)	8. Parachorista Till. (1)	—	—	4. Parachorista Till. (1)
—	—	9. Kamopanorpa Mart. (1)	4. Kamopanorpa Mart. (1)	—	5. Kamopanorpa Mart. (1)
—	4. Cladochorista Till. (1)	—	—	—	—
—	—	f. Permocentropidae Mart.	—	—	—
—	—	10. Permocentropus Mart. (1)	—	—	—
f. Anormochoristidae Till.	—	—	—	—	—
7. Anormochorista Till. (1)	—	—	—	—	—
—	Subordo Paramecoptera	—	—	—	—
—	f. Belmontiidae	—	—	—	—
—	5. Belmontia Till. (1)	—	—	—	—
—	f. Parabelmontiidae	—	—	—	—
—	6. Parabelmontia Till. (1)	—	—	—	—

Рассматривая распространение современных Mecoptera, мы видим отчетливое деление их фауны на северную и южную зоны. В северной зоне господствует семейство Panorpidae и притом преимущественно род Panorpa, а в южной — сем. Bittacidae с главным родом Bittacus. При этом как на севере, так и на юге резко выделяются группы эндемичных видов с небольшими ареалами распространения, что обусловлено, очевидно, биологией этой группы, требующей для своего обитания влажного климата с богатой растительностью; развитие скорпионниц проходит во влажной почве с гниющими растительными остатками. Поэтому сухие степи, пустыни и высокие горы являются ныне для расселения Mecoptera непреодолимыми препятствиями.

Такого резкого деления на зоогеографические зоны в пермское время, очевидно, не было. Во всех известных местонахождениях пермских насекомых Mecoptera представлены главным образом сем. Permochoristidae. Если мы обратимся к таблице распространения пермских Mecoptera, то увидим, что сем. Permochoristidae нашего Союза богаче родами и видами, чем нижнепермская канзасская фауна и верхнепермская австралийская. Среди наших пермских Mecoptera есть формы, очень близкие и к канзасским, и к австралийским: в нашей фауне имеются даже два канзасских и два австралийских рода. Особенно широкое распространение у нас получил австралийский род Permochorista Till., обнаруженный во всех четырех пермских местонахождениях Европейской части Союза. Есть ли это «элементы американской и гондванской фауны», сказать сейчас трудно, материалов у нас для этого мало: так, совсем ничего неизвестно из перми Азии. Не разбирая происхождения отдельных групп отряда, мы видим, что в пермское время на севере Союза пышно процветала богатая фауна Mecoptera. В Палеонтологическом институте АН СССР хранятся большие кол-

ТАБЛИЦА ФОТОГРАФИЙ ОТПЕЧАТКОВ



1 — Agetochorista permiana sp. n.; 2 — Permochorista mirabilis sp. n.; 3, 4 — Permochorista kargalensis sp. n.; 5 — Permochorista ingloria sp. n.; 6 — Parachorista (?) uralensis Mart; 7 — Petromantis stigma sp. n.; 8 — Kamopanorpa fasciipennis sp. n.

лекции пермских насекомых с р. Сояны, среди которых мной отобрано 709 отпечатков Mecoptera, к обработке которых сейчас приступлено. Вероятно, обработка этих материалов даст возможность более определенно говорить о происхождении нашей фауны Mecoptera.

Отпечатки Mecoptera из чекардинских континентальных отложений по р. Сылве немногочисленны, но интересны тем, что здесь впервые обнаружены отпечатки не только крыльев, но и тел этих насекомых.

Таковы почти полностью сохранившиеся Agetochorista intermedia Mart. и Ag. tillyardi Mart., описанные А. В. Мартыновым. Головы лишены ротовых частей, но, тем не менее, с уверенностью можно сказать, что у этих видов уже был вытянутый rostrum, но, очевидно, менее короткий, чем у современных Mecoptera. Брюшко цилиндрическое, с мало измененными 7-м и 8-м сегментами; 9-й сегмент сильно сужен и несет пару двучленистых гонопод, чрезвычайно похожих на таковые у современных архаичных Choristidae, обитающих сейчас в Австралии.

Нашлась и самка с сохранившимся телом, принадлежащая к этому же роду Agetochorista. К сожалению, вид определить нельзя, потому что почти совсем не сохранилось жилкование крыльев. Это насекомое общим видом очень напоминает современных Mecoptera.

Rostrum довольно хорошо виден, он короткий, как у современных Choristidae. Грудь, ноги плохо сохранились, но, повидимому, типичны для современных скорпионниц. Крупный тазик, бедро в 1,5 раза короче голени и почти одной толщины с ней, пятичлениковые лапки. Строение брюшка также напоминает современные формы этого отряда; 9-й стернит образует генитальную пластинку с довольно узким основанием, доходящую до середины 10-го сегмента. Видны сросшиеся первые членики, очевидно трехчленистых церков.

Третий экземпляр этих отложений с хорошо сохранившимся телом принадлежит самцу Parachorista (?) uralensis Mart., с придатками брюшка, видными с дорзальной стороны. Гоноподы этого вида своим большим мощным основным члеником скорее всего напоминают современных Panorpidae, но 7-й и 8-й сегменты не были сужены, и они не образовывали загнутого кверху так называемого «хвоста» современных Mecoptera.

Ряд форм Mecoptera, найденных в пермских отложениях Чекарды, как Agetochorista intermedia Mart., Permochorista sylvaensis Mart., Kamopanorpa fasciipennis O. Mart., близок к видам этих родов из местонахождений по р. Сояне и в Тихих Горах, но притом заметно примитивнее их. Особенно это видно на примере Ag. intermedia, являющегося переходной формой от нижнепермского канзасского рода Agetopanorpa Carp. к соянскому верхнепермскому роду Agetochorista Mart. Описанные А. В. Мартыновым и мной Mecoptera Чекарды указывают, что эти отложения древнее соянских и, очевидно, принадлежат к кунгурскому ярусу.

Гораздо сложнее дело обстоит с Mecoptera с мергельных отвалов каргалинских медных рудников. Это континентальные озерные и частично речные отложения. Среди собранных мной летом 1938 г. насекомых из этих отложений есть и Mecoptera, найденные только на Кузьминовских отвалах.

Mecoptera ранее не были известны оттуда, сейчас их собрано очень мало, и изучение их оказалось затрудненным тем, что найденные крылья их всегда наложены одно на другое, так что разобрать их жилкование трудно. Это явление произошло, вероятно, из-за условий фоссилизации их при наличии слабого течения или даже стоячих вод.

Из Каргалы найдены Petromantis stigma O. Mart. Новый вид близок к соянскому P. robusta Mart., но меньше его по размерам, с более широкой формой крыла, с более широким субкостальным полем и потому более длинными и косыми ветвями SC. Этот вид несколько примитивнее соянского и указывает на то, что соянские отложения несколько моложе

Кузьминовских отзалов, которые, очевидно, можно отнести к низам спириферового горизонта казанского яруса.

Кроме P. stigma, в Каргале найдено 4 вида рода Permochorista. Это особая группа, отличающаяся от наших северорусских видов.

Виды Permochorista легко поддаются группировке. P. sylvaensis Mart. из Чекарды — вид, очень близкий к соянскому P. nigromaculata Mart., но меньших размеров и явно указывает на более древний возраст чекардинских пермских отложений. Оба названных вида Permochorista с севера Европейской части нашего Союза, как и другие виды этого рода оттуда же, характерны широким крылом и ветвистой (до трех ветвей) SC, чем они напоминают близкий род Petromantis. Крылья австралийских Permochorista уже, субкостальное поле сужено, но SC несет одну ветвь, и налицо порядочное количество поперечных жилок.

У группы каргалинских Permochorista крылья узкие, удлиненные, с узким SC полем, лишенным ветвей, и совсем прямые R и SC. Этими признаками они очень напоминают австралийские виды, но в то же время отличаются от них полным и почти полным отсутствием поперечных жилок.

Мне кажется, что каргалинские Permochorista представляли собой эндемичную группу форм, развивавшуюся изолированно и ушедшую в своей специализации несколько более вперед, чем северорусские и австралийские виды. Большой специализацией отличается Permochorista mirabilis sp. n., у которой костальное поле узко, хотя и сохранило еще ветви SC. R и SC прямые, но M уже редуцировалась в переднем крыле до 5, а в заднем до 4 ветвей.

Вероятно, система каргалинских озер пермского времени принадлежала к особой зоогеографической провинции. Нужны еще материалы из всех отвалов Каргалинских рудников и необходима обработка всех групп насекомых оттуда для более определенного заключения.

Возможно, что группу видов Permochorista северо-востока Европейской части СССР придется выделить в особый род, но пока не обработаны Mecoptera с р. Сояны—я от этого воздерживаюсь.

Палеонтологический институт
Академии Наук СССР

Поступило
1.IV.1939

ЛИТЕРАТУРА

1. Залесский М. Д., О новых насекомых из пермских отложений бассейнов рек Камы, Вятки, Белой, Тр. О-ва Казанск. унив., II, вып. 1, 1929.
2. Мартынов А. В., О новых ископаемых насекомых Тихих Гор, Отдел Neoptera (без Miomoptera), Тр. Геол. музея АН СССР, VIII, 1930.
3. Мартынов А. В., Пермские ископаемые насекомые Чекарды, Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, XI, 1, 1940.
4. Carpenter F. M., Fossil insects from the lower permian of Kansas, Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., LXVII, 13, pp. 437—444, 1926.
5. Carpenter F. M., The lower permian insects of Kansas. Part. I. Introduction and the order Mecoptera. Ibid., LXX, 2, pp. 69—101, 1930.
6. Handlirsch A., Die fossilen Insekten etc., Leipzig, Wien, 1908.
7. Handlirsch A., Ein neues fossiles Insekt aus den permischen Kupferschiefern der Kargala-Steppe, Wien, Mitt. Geol. Ges., 2, 1909.
8. Martynov A., Permian fossil Insects of North-East Europe, Тр. Геол. музея АН СССР, IV, 1928.
9. Martynov A., Permian fossil insects from the Arkhangelsk district. Part I. The order Mecoptera, Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, II, 1933.
10. Tillyard R. J., Permian and Triassic Insects in the Collection of Mr. John Mitchell, Proc. Linn. Soc. New South Wales, 42, pp. 720—756, (1917) 1918.
11. Tillyard R. J., A fossil insect wing belonging to the new order Paramecoptera, ancestral to the Trichoptera and Lepidoptera from the upper Coal-Measures of Newcastle, N. S. W., Ibid., XLIV, 2, 174, pp. 231—256, 1919.
12. Tillyard R. J., Some new permian insects from Belmont, N. S. W., in the collection of Mr John Mitchell, ibid., XLVII, 3, 187, pp. 279—292, 1922.

13. Tillyard R. J., Kansas Permian Insects. Part 7. The order Mecoptera, Amer. Journ Sci., XI, pp. 133—164, 1926.
14. Tillyard R. J., Upper Permian Insects of New South Wales. Part II. The Order Mecoptera, Paramecoptera and Neuroptera, Proc. Linn. Soc. New South Wales, LI, pp. 265—282, 1926.
15. Tillyard R. J., Fossil insects N. 3. The Panorpoid Complex in the British Rhaetic and Lias, British Mus. (Natur. Hist.), pp. 7—79, 1933.
16. Tillyard R. J., The Evolution of the Scorpion-flies and their Derivatives (order Mecoptera), Ann. Ent. Soc. Amer., XXVIII, I, pp. 1—45, 1935.
17. Zalessky G., Sur des nouveaux insectes permiens, Ann. Soc. Géol. du Nord, LVII, p. 135, 1933.

O. M. MARTYNOVA. PERMIAN *MECOPTERA* FROM CHEKARDA AND KARGALA

SUMMARY

The present paper is the result of a study of collections of fossil *Mecoptera*, the collections having been gathered at different times by E. V. Permiakova, in the surroundings of Chekarda Village (Middle Urals), and by the writer in 1938 from waste dumps of the Kargala copper mines (Chkalov region).

In all known occurrences of Permian insects *Mecoptera* are represented mainly by the family *Permochoristidae*. In closer examination of the table of occurrence of Permian *Mecoptera* we can see that the family *Permochoristidae* of the USSR has more species than the Lower Permian fauna of Kansas, and the Upper Permian fauna of Australia. Amongst our Permian *Mecoptera* there are forms which are very close to Kansas and Australian ones, our fauna even containing two Kansas and two Australian forms. The Australian genus *Permochorista* Till. is particularly widespread in our country, and has been found in all four Permian occurrences of the European part of the USSR. Whether these are elements of the American and Gondwanian fauna is a question that cannot as yet be answered, since the scanty material available does not furnish us any data on the Permian of Asia. Leaving aside the problem of origin of individual groups of the order we can state that in Permian times in the North of the USSR a rich fauna of *Mecoptera* was thriving. In the Palaeontological Institute of the Academy of Sciences of the USSR large collections of Permian insects from Sojana River are deposited, from among which I have picked out 709 impressions of *Mecoptera*, and the study of which is now in progress. It is not unlikely that in the result of examination of this material we shall be enabled to speak of the origin of our fauna of *Mecoptera* with greater certainty.

Impressions of *Mecoptera* from the Chekarda continental deposits, along Sylva river, are not numerous, but are of great interest due to the fact that among them are impressions of not only wings, but also of the insect body have been encountered.

Such are, for example, completely preserved *Agetochorista intermedia* and *Ag. tillyardi* described by A. B. Martynov. Heads lack mouth parts, but nevertheless we can definitely state that the rostra of these species were elongate, but apparently shorter than in the living *Mecoptera*. The abdomen is cylindrical, with the seventh and eighth segments that underwent little reduction. The ninth segment is much narrowed and bears a pair of double-segment gonopods, much like those in the living archaic *Choristidae* inhabiting nowadays Australia.

Also a female with preserved body has been found belonging to the same genus, i. e. *Agetochorista*. Unfortunately it does not lend itself to specific identification since the wing venation almost has not been preserved. In its general appearance the insect is very much reminiscent of the living *Mecoptera*. Rostrum is fairly well discernible, and is short like in the living *Choristidae*. Thorax and legs have been poorly preserved, but seem to be

typical of the modern large scorpion-flies, coxa, femur are one time and a half shorter than the tibia, being almost as thick, tarsus is five-segmented. The structure of the abdomen is also suggestive of that in the living forms of the order. The ninth sternite forms a genitalia plate, with a fairly narrow base, reaching to the mid-portion of the tenth segment. Fused initial segments are also visible of seemingly three-segmented cerci.

The third specimen from these deposits, with a well preserved body, and the abdominal appendage discernible on the dorsal side, is a male *Parachorista* (?) *uralensis* Mart. Gonopods of this species, in their large, strong main segment, are closely reminiscent of the living *Panorpidae,* but the seventh and eighth segments were not narrowed, and they did not form an upwardly curved, so-called «tail» of the living *Mecoptera.*

A number of forms of *Mecoptera* derived from Permian deposits of Chekarda, as, for example, *Agetochorista intermedia, Permochorista sylvaensis, Kamopanorpa fasciipennis,* are close to congeneric species from the occurrences along Sojana river and Tikhye Gory, but are distinctly more primitive than the latter. It is particularly well exemplified by *Ag. intermedia,* a form transitional from the Lower Permian Kansas genus *Agetopanorpa* to the Upper Permian Sojana genus of *Agetochorista.* The Chekarda *Mecoptera* described by A. B. Martynov point to the fact that these deposits are older in age than those of Sojana, and are apparently referable to the Kungurian.

Things are more complicated with *Mecoptera* from the marlaceous waste dumps of the Kargala copper mines. These are continental lacustrine, and, partly, river deposits. Apart from other insects collected by the writer in the 1938 these deposits yielded also *Mecoptera* found only in Kusminovsk.

Before these had never been reported from this locality; very few individuals have now been collected, and their study is hampered by the fact that the found wings are always superimposed, and for this reason it is difficult to make out their venation. This phenomenon is most probably due to the tact that the insects were being fossilized in very slowly moving or even stagnant waters.

It was in Kargala that *Petromantis stigma,* a new species close to the Sojana *P. robusta* Mart., has been found. It is smaller in size, with the broader wing, and the broader subcostal margin, and, for this reason, with the longer and more oblique branches of SC. This species is somewhat more primitive than one from Sojana river and indicates that Sojana deposits are younger in age than deposits from Kusminovsky waste dumps, and which may be referred to the base of the Spirifer horizon of the Kazanian.

In addition, four species of the genus *Permochorista* have been found in Kargala. This is a special group quite distinct from our species from northern European part of the USSR. The species of *Permochorista* may be easily assigned to various groups. *P. sylvaensis* Mart. from Chekarda is a species very close to the Sojana *P. nigromaculata,* though smaller in size. This evidences of the Chekarda Permian deposits being older in age. The two species of *Permochorista* from the northern European part of the USSR, similarly to other species coming from the same region, are characterized by the broad wing and branching SC (up to three branches). In these features they bear resemblance to the close genus *Petromantis.* The wings of Australian *Permochorista* are narrower, the sub-costal margin is narrower, but SC bears one branch, and an appreciable number of cross-vein is present.

In the group of Kargala *Permochorista* wings are narrower, elongate, with a narrow SC margin, SC are not branched, while R and SC are straight. In these characters they are suggestive of Australian species, but at the same time they are distinguished from them in a complete, or almost complete absence of cross-veins.

I am under impression that Kargala *Permochorista* are an endemic group of forms with a line of development of their own, and which, insofar as their specialization is concerned, are somewhat more advanced than the main Russian and Australian forms. *P. mirabilis* sp. n. is distinct for its greater specialization; the SC margin in the latter is narrow, though it has preserved branches of SC. R and SC are straight, but M already underwent reduction to possess five branches in the fore-, and four in the hindwing.

It seems likely that the system of Kargala lakes in Permian times was a component of a special zoogeographic province. To arrive at more definite conclusions more material from all the Kargala mines should be obtained, and all groups of insects coming from the occurrence should be studied.

A probability exists that the species of *Permochorista* derived from the northern European part of the USSR will have to be grouped together as a special genus, but until *Mecoptera* from Sojana river have been studied, I abstain from doing it.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1—2, 1942 Classe des sciences biologiques

С. А. ИВАНОВА

ИЗУЧЕНИЕ ДЕЙСТВИЯ ПАРАТИРЕОКРИНА НА ЭМБРИОНАЛЬНУЮ КОСТЬ

(*Представлено академиком* И. И. Шмальгаузеном)

Нами было установлено, что введение беременным самкам крыс больших доз паратиреоидного гормона вызывает у некоторой части эмбрионов, к моменту их рождения, изменения, весьма напоминающие по своей морфологической картине фиброзный остит (Иванова, 1938).

В типичной форме фиброзный остит, помимо клинических наблюдений, был обнаружен многими исследователями при введении подопытным животным избытка паратиреоидного гормона. Одна из первых работ по этому вопросу принадлежит Гринвальду и Гроссу (Greenwald and Gross, 1926), которые установили, что инъекция экстракта из паратиреоидных желез вызывает у подопытных животных уменьшение содержания кальция в костях. Вальтнер (Waltner, 1928) нашел, что при комбинации инъекций больших доз гормона с диэтой, бедной кальцием или фосфором, в костях подопытных животных выявляются изменения, трактуемые автором как рахит или остеопороз. Ламби, Кермак и Гарвей (Lambie, Kermack and Harwey, 1929), работая на крысах, наблюдали, что введение значительных доз паратиреоидного гормона в продолжение 3 недель приводит к уменьшению трабекул в костях, приобретающих фиброзную структуру и становящихся ломкими. Бауэр, Ауб и Альбрайт (Bauer, Aub and Albright, 1929) провели исследования в том же направлении на разных видах животных: кроликах, крысах и кошках. У кроликов авторы нашли уменьшение трабекул, в то время как у крыс они обнаружили противоположный результат. У взрослых кошек избыток гормона приводил к уменьшению или увеличению трабекул в зависимости от пониженного или повышенного содержания кальция в диэте. В костях же котят никаких изменений найдено не было. Боданский, Блер и Яффе (Bodansky, Blair and Jaffe, 1930) провели эксперимент на морских свинках. У молодых животных, находившихся на голодной диэте, одна большая доза гормона (100—200 единиц на 1 кг веса тела) через 12 часов после инъекции приводила к резорбции кортикальной и губчатой части костей конечностей. У взрослых или хорошо кормленых животных такого результата авторам получить не удалось. Однако меньшие дозы гормона, но вводимые ежедневно в продолжение большого периода времени, вызывали у морских свинок патологическое состояние, тождественное с osteitis fibrosa. В опытах на собаках Яффе и Боданский (1930 a, b), комбинируя уменьшенное содержание кальция в диэте с длительными инъекциями значительных доз паратиреоидного гормона, вызвали типичный фиброзный остит, характеризующийся резорбцией трабекул и кортикальной части костей. Резорбция протекала при наличии большого количества остеокластов и фиброзной ткани, одновременно же наблюдалось и кровоизлияние в костномозговой полости. Бюльбринг (Bülbring, 1931) провел

опыты в том же направлении и установил, что избыток паратиреоидного гормона приводит прежде всего к появлению резорбции костных трабекул, вслед за которой уже постепенно развивается типичный фиброзный остит. Сейли (Seyle, 1932) показал, что у крыс, получавших длительные инъекции паратиреоидного гормона, при условии низкой дозировки обнаруживается повышение активности остеобластов, в связи с чем увеличивается толщина трабекул, большие же дозы гормона ведут к появлению фиброзной ткани и большого количества остеокластов, т. е. вызывают состояние фиброзного остита, который вновь, как указывает автор, постепенно сменяется процессом восстановления активности остеобластов в метафизах. Это восстановление деятельности остеобластов совпадает с новой гиперкальцификацией кости, в результате которой возникает состояние, могущее быть охарактеризованным как мраморная болезнь кости.

Пэгслей и Сейли (Pugsley and Seyle, 1933) подтвердили эти наблюдения. Джонсон (Johnson and Wilder, 1931) вводил себе ежедневно по 50 единиц паратиреоидного экстракта. С 12-го дня опыта у него появились боли в костях и сочленениях, характерные для заболевания osteitis fibrosa.

Очень интересные данные мы находим в работе Берроуса (Burrows, 1938). Он провел большое и детальное исследование на крысах и установил, что при экспериментальном гиперпаратиреодизме у крыс процесс, возникающий в костях, распадается на несколько стадий. Первая стадия характеризуется резорбцией кости, уменьшением числа остеобластов, превращением их в фиброзную ткань и появлением остеокластов (заболевание фиброзным оститом). Вторая стадия характеризуется новым появлением остеобластов, уменьшением количества фиброзной ткани, исчезновением остеокластов и началом отложения новой костной ткани. Третья стадия характеризуется усиленным образованием костной ткани, увеличением числа остеобластов, гиперкальцификацией кости и исчезновением фиброзной ткани. В итоге этого процесса возникает мраморная болезнь, представляющая собой противоположность фиброзному оститу. После прекращения инъекций наблюдаются умеренное уменьшение остеобластов и некоторое сокращение числа и размеров трабекул. В итоге этого процесса кость приходит в нормальное состояние.

Перечисленные данные, экспериментально полученные разными авторами, согласованно указывают на то, что процесс перестройки кости стоит под контролем гормона околощитовидных желез. Но, несмотря на приведенные выше доказательства в пользу существования этого контроля, вопрос о гистогенетических процессах, развертывающихся в кости, равно как и о влиянии гормона на функцию остеобластов и остеокластов, еще не может считаться окончательно разрешенным.

В настоящей работе мы делаем попытку на основании результатов наших опытов проследить гистогенез и резорбцию кости при избытке паратиреоидного гормона. Попутно обсуждается вопрос о возможности проникновения паратиреоидного гормона через плаценту из материнского организма в организм плода.

Материал и метод

Эксперимент проводился на 33 молодых половозрелых самках крыс с весом тела от 150 до 200 г. Самки в стадии oestrus подсаживались к самцам. Животные брались в опыт только в случае нахождения во влагалище спермы (вагинальная пробка). С 7-го или 9-го дня беременности подопытные крысы начинали получать подкожные инъекции паратиреокрина (производство Фабрики эндокринных препаратов Наркомздрава, Москва). Доза гормона вариировала от 400 до 1000 единиц. Контрольные животные в те же сроки беременности получали инъекции раствора Рин-

гера. У эмбрионов брались для гистологического изучения кости задних конечностей (tibia).

От подопытных самок было получено 84 эмбриона. От контрольных самок получено 88 эмбрионов. Кости фиксировались в жидкости ценкер-формол, обычным путем декальцинировались и заливались в целлоидин-парафин. Срезы приготовлялись толщиной в 8 и 10 микрон. Препараты окрашивались по Маллори и азокармином по Гейденгайну.

Результаты исследования

Из общего числа изученных рожденных эмбрионов от матерей, получавших подкожные инъекции паратогормона, у 14 эмбрионов были найдены в tibia изменения, характеризующиеся хорошо выраженной резорбцией трабекул, иногда достигающей степени явно выраженного фиброзного остита. Учитывая высокие дозировки гормона и сравнительно невысокий процент эмбрионов с костями, пораженными резорбцией, необходимо притти к выводу, что плацента (у крыс) представляет собой мощный барьер, проникновение паратиреоидного гормона через который весьма затруднительно. Но все же плацента крыс не является абсолютно непроницаемой для паратиреоидного гормона. Кроме того, следует упомянуть, что наводнение материнского организма паратогормоном, повидимому, оказывает очень существенное влияние на эмбрионов, так как нами наблюдались случаи гибели и резорбции эмбрионов у 9 подопытных самок, вследствие инъекций больших доз препарата, в срок с 7-го по 13-й день беременности.

Эти случаи смерти эмбрионов указывают на то, что гормон, введенный в организм матери в больших дозах, создает какие-то неблагоприятные условия для развития плода, особенно в первую половину беременности.



Фиг. 1. Контрольное животное 105. Tibia. Нормальное состояние остеобластов. Остеобласты тесно расположены вокруг костных трабекул. Ок. 15, об. 40, Цейс

Fig. 1. The control animal No. 105. Tibia. The normal condition of osteoblasts. The latter are closely arranged around the trabeculae

Гистологическое изучение материала показало, что у контрольных эмбрионов область эндохондрального окостенения представлена большим количеством костных перекладин, поверхность которых покрыта многочисленными остеобластами, имеющими типичную полигональную форму. Остеокласты имеются в умеренном количестве, причем основная их масса сосредоточена главным образом в той части эндохондрального окостенения, которая представляет собой пограничную область с диафизарной мозговой полостью.

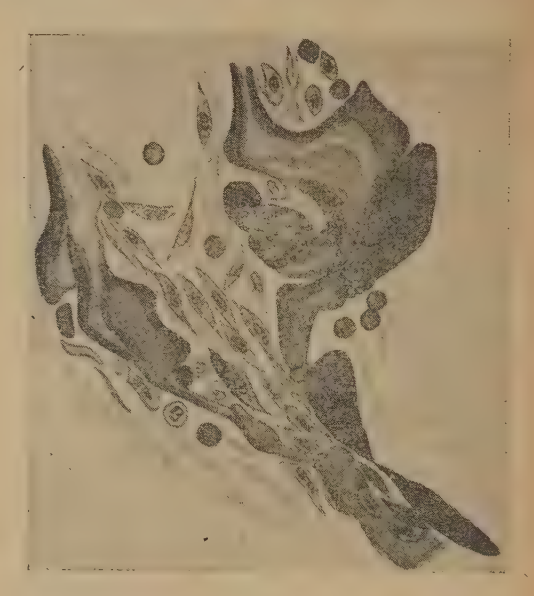
Изучение полученных препаратов убедило нас в том, что реакция эмбриональной кости на избыток паратиреоидного гормона в первую очередь проявляется в трабекулах, расположенных на границе эпифиза с диафизом, а затем уже постепенно захватывает всю внутреннюю область эндохондрального окостенения. Эта реакция развертывается в костях с определенной последовательностью. В участках, где еще происходит процесс эндохондрального окостенения, прежде всего исчезают остеобласты. Эти клетки в костях контрольных животных, как было уже ука-

зано, тесно расположены на периферии эндохондральных костных перекладин и имеют полигональную форму; они содержат круглой или овальной формы ядро (фиг. 1). Можно проследить, что у подопытных животных остеобласты постепенно приобретают вытянутую форму и отходят



Фиг. 2. Подопытное животное 116. Tibia. Начало изменения остеобластов. Остеобласты приобретают вытянутую форму, отходят от костных трабекул. Ок. 15, об. 40, Цейс

Fig. 2. The experimental animal No. 116. Tibia. The osteoblasts are beginning to change. They are elongated in form and going off from the bone trabeculae

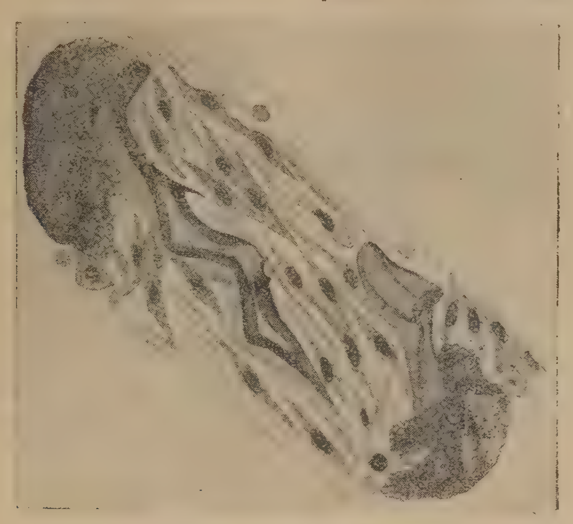


Фиг. 3. Подопытное животное 109. Tibia. Образование остеокластов и резорбция костных трабекул, лишенных нормальных остеобластов. Ок. 15, об. 40, Цейс

Fig. 3. The experimental animal No. 109. Tibia. The development of the osteoclasts and disintegration of the bone trabeculae, lacking of the normal osteoblaste

от поверхности костных трабекул, образуя типичную мезенхиматозного характера ткань. Синцитиальные массы этой ткани, состоящей из превращенных остеобластов, образуют ткань, описанную разными авторами как ткань фиброзная. В этой ткани мы находим типичные волоконца, окрашивающиеся по методу Маллори в голубой цвет. Она заполняет все промежутки между костными перекладинами (фиг. 2, 3 и 6). С момента развития большого количества фиброзной ткани начинают появляться в ней в массовом количестве типичные остеокласты, располагающиеся по поверхностям эндохондральной кости, освобожденной от типичных остеобластов (фиг. 4 и 7). Возникновение остеокластов, повидимому, тесно связано с превращением остеобластов и образованием мезенхиматозной ткани. Наши препараты дают достаточный материал к обоснованию предположения, что остеокласты возникают путем слияния упрощенных мезенхиматозных клеток, образовавшихся из измененных остеобластов. Отдельные мезенхиматозные клеточные элементы в различных участках начинают локализоваться в группы, в которых постепенно теряются границы между отдельными клетками. Совершающееся таким путем слияние групп мезенхиматозных клеток ведет к об-

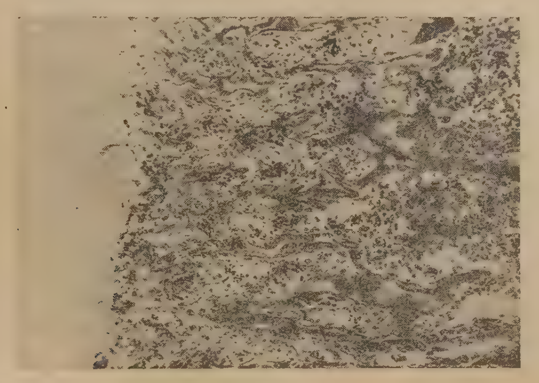
разованию солидных протоплазматических тел с многими ядрами. Эти образования могут быть классифицированы как вновь образованные остеокласты, подобные остеокластам нормальной кости. Увеличение числа



Фиг. 4. Подопытное животное 44. Tibia. Остеокластическая резорбция остатков дегенеративных трабекул. Ок. 15, об. 40, Цейс. Полное отсутствие остеобластов. Изобилие клеток мезенхимного характера

Fig. 4. The experimental animal No. 44. T i b i a. The osteoclastic disintegration of the rests of degenerative trabeculae. The osteoblasts are completely absent. The mesenchyme cells are present in abundance

остеокалстов в этом процессе происходит, повидимому, не только путем слияния мезенхиматозных клеток, но и посредством расчленения прото-



Фиг. 5. Микрофотография с эпифиза tibia контрольного животного 105

Fig. 5. The control animal № 105. T i b i a. Epiphysis

плазматической массы уже возникших образований. На препаратах удается найти отдельные остеокласты, в которых основная масса протоплазмы распалась на два обособленных участка, соединенных между собой



Фиг. 6. Микрофотография с эпифиза tibia подопытного животного 109. Начало остеокластической резорбции.

Fig. 6. Experimental animal № 109. Tibia. The beginning of the osteoclastic resorption



Фиг. 7. Микрофотография с эпифиза tibia подопытного животного 44. Завершение остеокластической резорбции. Резко выраженный фиброзный остит.

Fig. 7. The experimental animal № 44. Tibia. Epiphysis. Completion of the osteoclastic disintegration. The fibrous ostitis is fairly well expressed

тонкой перемычкой, в случае разрыва которой могут возникнуть два обособленных остеокласта. Подобно тому как это было описано в отношении эндохондральной кости, в перихондральной части кости в случаях, когда эффект наблюдался наиболее резко выраженным, было отмечено появление в избытке ткани мезенхимного характера.

Костное вещество сохраняется в периферической части, в то время как трабекулы, расположенные ближе к мозговой полости, подвергаются полной резорбции. В некоторых участках периферический слой диафиза сохраняет структуру типичного хряща, что указывает на нарушение нормального процесса окостенения диафиза при наличии избытка паратиреоидного гормона.

Последовательность изменения эндохондральных клеточных элементов кости при искусственном гиперпаратиреоидизме позволяет высказать предположение, что остеобласты являются клетками, обладающими большой чувствительностью к действию гормонов. Можно считать доказанным, что паратиреокрин, введенный в организм в дозах, в малой степени превышающих физиологический уровень содержания гормона в организме, стимулирует деятельность остеобластов (Сейли, Бюльбринг, Боданский).

Чрезмерное повышение концентрации и длительности введения гормона в организм подавляет деятельность этих клеток, в связи с чем остеобласты теряют свою костеобразующую функцию и испытывают описанные превращения. Костная ткань после этого подвергается остеокластической резорбции. В связи с массовой резорбцией костной ткани освобождается большое количество солей кальция, поступающих в кровяное русло.

Если предложенная схема правильна, то специфической реакцией кости на избыток паратиреоидного гормона следует считать подавление костеобразующей деятельности остеобластов и превращение их в клетки типа мезенхимы. Все же остальные процессы, как образование остеокластов и резорбция кости, будут являться вторичными, не находящимися в прямой зависимости от избытка паратиреоидного гормона.

Обсуждение результатов

Полученные нами данные находятся в некотором несоответствии с наблюдениями Яффе и Боданского (1930 a, b) и Бюльбринга (1931). Эти авторы считают, что появление остеокластов в массовом количестве представляет собой первый морфологический признак реакции кости на избыток гормона. Стимуляция образования остеокластов, с точки зрения этих авторов, происходит в связи с общей тенденцией кости декальцифицироваться от избытка паратиреоидного гормона. Берроус (1938) наблюдал, что ежедневная инъекция крысам 0,5 см^3 экстракта Коллиппа приводит через 12 часов после первой инъекции к полному изменению остеобластов. Резорбция трабекул происходит через 24 часа после первой инъекции. Остеокласты же достигают своего максимума по истечении 48 часов после первой и через 24 часа после второй инъекции. На основании этого автор заключает, что эти клетки (остеокласты) не могут быть причиной декальцификации, ибо они достигают максимума через день после того, как резорбция имела место.

На наших препаратах, где процесс резорбции кости у эмбрионов совершался более замедленным темпом по сравнению с процессом, описанным Берроусом, мы всегда находили значительное количество остеокластов с самого начала процесса резорбции. Повидимому, нет нужды считать, что для резорбции кости необходим «максимум развития остеокластов» (Берроус). Не исключена возможность, что гигантские клетки продуцируют вещества, разрушающие кость и осуществляющие свое действие не только в местах непосредственного контакта протоплазмы остеокласта с веществом кости, но и в более или менее отдаленных участках, поверхность которых освобождена от нормальных остеобластов.

Приведенные соображения не позволяют нам целиком принять точку зрения Берроуса о том, что остеокласты играют второстепенную роль в резорбции кости при искусственном гиперпаратиреоидизме, и заставляют придерживаться вывода, что резорбция кости в основном является следствием деятельности этих многоядерных клеток, возникающих в связи с появлением дегенеративных участков ткани. Этот вывод находится в полном согласии с материалами, полученными в культурах скелетогенной ткани Студитским (1936).

По данным Студитского, остеокласт является клеткой реактивной, развивающейся в результате раздражения: «Как только в скелете образуется участок, где костная или хрящевая ткань становится дегенеративной, функционально излишней по отношению к организму, чужеродным телом, окружающая соединительная ткань отвечает защитной реакцией, в результате которой образуются гигантские клетки-остеокласты, резорбирующие источники раздражения».

Выводы

1. Плацента крысы не является абсолютно непроницаемой для паратиреоидного гормона, так как у части, повидимому, наиболее восприимчивых к действию этого гормона эмбрионов была найдена явная реакция — резорбция кости, достигающая степени фиброзного остита.

2. Реакция эмбриональной кости на избыток паратиреоидного гормона в первую очередь проявляется в трабекулах, расположенных на границе

эпифиза с диафизом, и затем постепенно захватывает всю область эндохондрального окостенения.

3. При гиперпаратиреоидизме в костях животных остеобласты изменяются и образуют мезенхиматозного характера ткань.

Одним из путей образования остеокластов является слияние групп мезенхимных клеток.

4. Специфической реакцией кости новорожденного животного на избыток паратиреоидного гормона следует считать подавление костеобразующей деятельности остеобластов и превращение их в клетки, имеющие форму мезенхимных элементов.

Все же остальные процессы — образование остеокластов и резорбцию кости — можно считать вторичными, не находящимися в прямой зависимости от избытка паратиреоидного гормона.

ЛИТЕРАТУРА

1. Иванова С. А., Доклады АН СССР, т. 20, № 9, стр. 753—756, 1938.
2. Студитский А. Н., Доклады АН СССР, т. II, № 7, стр. 329—332, 1936.
3. Bauer V. J., Aub and F. Albright, J. Exp. Med., vol. 49, pp. 145—161, 1929.
4. Bodansky A. L., Blair and H. L. Jaffe, J. Biol. Chem., vol. 88, p. 10, 1930.
5. Bülbring E., Arch. exp. Path. und Pharm., Bd. 162, S. 209—248, 1931.
6. Burrows R. B., Am. J. Anat., vol. 62, pp. 237—290, 1938.
7. Greenwald L. and J. Gross, J. Biol. Chem., vol. 68, pp. 325—333, 1926.
8. Jaffe H. L. and A. Bodansky, J. exp. Med., vol. 52, pp. 669—694, 1930.
9. Jaffe H. L. and Bodansky, Proc. Soc. Exper. Biol. and Med., vol. 27, p. 710, 1930 b.
10. Johnson I. L. and B. M. Wilder, Trans. Assoc. Amer. Physicians, vol. 46, p. 162, 1931.
11. Lambie C. G., W. O. Kermack and V. B. Harwey, Nature (London), vol. 123, p. 348, 1929.
12. Pugsley L. J. and H. Seyle, 1933, J. Physiol., vol. 79, pp. 113—117, 1933.
13. Seyle H., J. Amer. Med. Assoc., vol. 99, p. 108, 1932a.
14. Seyle H., Arch. Path., vol. 14, pp. 60—65, 1932b.
15. Seyle H., Endocrinology, vol. 16, pp. 547—558, 1932c.
16. Waltner K., Monatsschr. Kinderheilk., Bd. 40, S. 313—329, 1928.

S. A. IVANOVA. A STUDY OF THE INFLUENCE OF PARATHYREOCRIN ON THE EMBRYONIC BONE

SUMMARY

The data under consideration are in some contradiction to those of Jaffe and Bodansky (1930, a, b) and of Bülbring (1931). These authors believe the abundant appearance of the osteoclasts is the first morphological feature of the bone reaction on the hormone excess. According to the authors just mentioned the stimulation of the osteoclast formation takes place in connection with a general tendency of the bone to decalcify itself under the influence of the excess of parathyroid hormone. Burrows (1938) observed that everyday injection of 0,5 cm^3 of Collips' extract to the rats led to the complete change of the osteoblasts 12 hours after the first injection. The osteoclasts are reaching to their maximum of development 48 hours after the first and 24 hours after the second injection. These facts give to Burrows the reasons for conclusion that the osteoclasts cannot be the cause of decalcination, since they reach their maximum one day later the resorption had taken place.

Our own preparations showed that the process of bone resorption in embryos goes at a somewhat lower rate as compared to that described by Burrows. In addition, we always observed in the material studied the considerable amount of the osteoclasts presenting from the very beginning of resorption. Apparently, there is no need to believe that the maximum of

osteoclast development is necessary for resorption of the bone (Burrows). The possibility is not excluded that the giant cells produce the substances which destroy the bone influencing the process in this way not only in the points of the direct contact of the osteoclast protoplasm with the bone substance but in more or less removed regions, the surface of which is free of the normal osteoblasts.

The considerations just mentioned do not allow to adopt completely Burrows' point of view, according to which the osteoclasts are playing only the secondary rôle in the bone resorption as influenced by the artificial hyperparathyroidism. Our observations incline to the conclusion that the resorption of the bone is, in principle, the result of activity of these polynuclear cells, that arise in connection with the appearance of the degenerating regions of tissue. This conclusion is in a full agreement with the observations made by Studitsky (1936) in the cultures of the skeleton-forming tissue.

According to Studitsky's data the osteoclast is the reactive cell. It is developed under the influence of stimulus «just after the formation in the skeleton of the region, where the bone or cartilage tissue becomes degenerative, and functionally foreign to the organism, the surrounding connective tissue reacts in such a way as to produce the giant cells-osteoclasts, that disintegrate the sources of stimulation».

Conclusion

1. The rat placenta is not absolutely impenetrable for the parathyroid hormone, since, in a number of the embryos, apparently, the more susceptible to the action of this hormone, there were clearly observed the resorption of the bone reaching the degree of fibrous ostitis.

2. The reaction of the embryonic bone on the excess of the parathyroid hormone is the first of all resulting in the trabeculae arranged on the boundary between the epiphysis and diaphysis, and then gradually involve the whole region of endochondral ossification.

3. Under the hyperparathyroidic conditions the osteoblasts are changed to form the mesenchyme tissue. The fusion of the groups of the mesenchyme cells is one of the modes of the formation of the osteoclasts.

4. As a specific reaction of the bone of a new born animal on the excess of the parathyroid hormone there must be considered the inhibition of the bone-forming activity of osteoblasts and the changing them into the cells having the form of the mesenchyme elements. All the other processes like to formation of the osteoclasts and the resorption of the bone can be considered as the secondary ones not being immediately dependent upon the excess of the parathyroid hormone.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÈMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1—2, 1942 Classe des sciences biologiques

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

С. Н. Скадовский

ЖИЗНЬ ПРЕСНЫХ ВОД СССР[1]

Появление в 1900 г. в русском переводе книги Ламперта «Жизнь пресных вод» было большим событием для всех интересующихся гидробиологией. Прошло несколько десятков лет, за это время значение гидробиологии сильно выросло, особенно у нас в СССР, и все же это прекрасное пособие до сих пор продолжает приносить пользу подрастающим поколениям. Успех книги, несомненно, объясняется тем, что она представляет общебиологический интерес, что в ней содержится множество наблюдений, с любовью и вниманием подобранных, характеризующих образ жизни различных организмов пресных вод. Чтение книги вызывает желание самому наблюдать и работать в этой увлекательной области биологии. За истекшие годы появилось немало хороших книг по биологии пресных вод, большей частью научно-популярного содержания (Воронков, Рылов, Липина, Бронштейн и др.). Однако они не могли полностью удовлетворить все возрастающий спрос на лимнобиологическую литературу. Страна стала предъявлять высокие требования к гидробиологии в связи с ростом рыбного хозяйства и водного хозяйства вообще. Во многих университетах открылись специальные кафедры гидробиологии, задача которых состоит в подготовке высококвалифицированных специалистов. Возникла большая потребность и в новых научных руководствах. Чрезвычайно большое значение имело появление в 1934 г. книги С. А. Зернова «Общая гидробиология». Однако недостаток в других изданиях, более специального характера, в частности в определителях по водной фауне и флоре, продолжает ощущаться весьма остро. Вполне естественно, что издание книги под заглавием «Жизнь пресных вод», издание так называемого «Русского Ламперта», предпринятое Зоологическим институтом Академии Наук, было встречено с живейшим интересом и сочувствием. В настоящее время вышел первый том этой монографии (под редакцией В. И. Жадина). В этом томе 11 глав. Первая глава содержит краткий исторический очерк. Остальные главы посвящены описанию отдельных групп водных животных (млекопитающие, птицы, амфибии и рептилии, рыбы, моллюски, насекомые, пауки, водяные клещи, тихоходки и ракообразные). В книге 434 страницы текста и рисунков, в конце приложен алфавитный указатель русских и латинских названий. Книга содержит большое число удачно выбранных, хорошо исполненных рисунков, среди которых немало оригинальных. В конце каждой главы имеется небольшой список важнейшей литературы.

В написании книги приняло участие большое число специалистов по разным систематическим группам животных, встречающихся в пресных водоемах. Так, глава о рыбах написана Л. С. Бергом, глава о насекомых — С. Г. Лепневой, Н. Н. Липиной, М. Н. Римским-Корсаковым, и др., глава о ракообразных — С. С. Смирновым и В. М. Рыловым, З. С. Бронштейном, Я. А. Бирштейном, глава о моллюсках — В. И. Жадиным. Кроме того, в издании принимали участие: А. И. Аргиропуло, А. Я. Тугаринов, С. А. Чернов, О. А. Чернова и др.

Основной план изложения принят следующий. В каждой главе содержится морфолого-анатомический очерк с описанием важнейших признаков, имеющих систематическое значение, и даны определительные таблицы отрядов, групп, семейств и родов. Кроме того, сообщаются некоторые сведения о развитии, размножении и питании представителей различных групп, а также об их географическом распределении.

Общее впечатление от книги — чрезвычайная сжатость, конспективность изложения, обусловленная, повидимому, тем, что объем издания был весьма ограничен. Этим может быть отчасти объяснено то обстоятельство, что сведения об образе жизни водных животных изложены очень скупо, иногда почти отсутствуют. В этом отношении способ изложения по отдельным главам не одинаков — одни авторы приводят сравнительно больше экологического материала,

[1] Том I. Издание Академии Наук СССР, Зоологический институт, 1940.

другие ограничиваются морфологическим описанием, определительными таблицами и данными зоогеографического характера.

Глава о млекопитающих носит характер общего биологического очерка — даются краткое описание внешних признаков каждого вида и основные сведения об его образе жизни и распространении. А. Я. Тугаринов в главе о птицах отказался от данных по систематике и построил свое изложение материала на общей экологической основе (распределение птиц по биотопам). Л. С. Берг дает краткое описание внешних признаков рыб и определительные таблицы до родов. Сведения по экологии касаются главным образом проходных рыб. В конце статьи приводится краткий, но очень содержательный очерк о географическом распространении рыб. В. И. Жадин в главе о моллюсках дает не только описание внешних признаков, но и сведения об анатомии и строении внутренних органов. При описании отдельных родов перечисляются некоторые важнейшие виды и дается большое число хорошо подобранных рисунков. В конце приводится зоогеографическое описание.

Очерки о водных насекомых написаны разными авторами. Некоторые из очерков представляют собой чисто систематические описания (Hemiptera — Кириченко, Ephemeridae — Черновой), в других экологическим данным уделяется больше внимания (Trichoptera — Лепневой, Tendipedidae — Липиной и Черновского). Глава о Tendipedidae, несмотря на чрезвычайную сжатость изложения, содержит почти все общие экологические сведения по этой исключительно важной в гидробиологическом отношении группе. Однако авторы, за недостатком места, не останавливаются на более специальных вопросах.

В таком же плане выдержаны в основном и статьи о ракообразных: сведения по экологии составляют не больше $^1/_{10}$—$^1/_{12}$ всей статьи.

Больше места экологическим данным отводит В. М. Рылов в своих статьях о Cladocera и Copepoda. Однако, видно, также за недостатком места, автору пришлось ограничиться изложением наиболее общих, элементарных сведений по экологии этих организмов.

Наиболее важной положительной особенностью книги является то, что в ней приведен материал по пресноводной фауне бассейнов Советского Союза, но, к сожалению, в большинстве случаев изложение состоит в простом перечислении видов, к тому же трудно запоминаемых читателем-неспециалистом, так как нет определительных таблиц с описанием этих видов.

Появление в свет первого тома издания «Жизнь пресных вод СССР» поднимает ряд вопросов принципиального характера, прежде всего о том, в каком направлении идет развитие советской гидробиологии, на что должно быть обращено внимание при формировании молодых кадров специалистов. Я считаю необходимым кратко коснуться этого вопроса, чтобы под этим углом зрения подвести некоторые итоги по поводу интересующей нас книги.

Гигантски выросшее хозяйство нашей страны предъявляет все более серьезные требования к науке. В частности, гидробиология держит экзамен перед страной по линии рыбного хозяйства и водной санитарии. Гидробиология, развивавшаяся до недавнего времени как описательная наука, оказалась в трудном положении, так как решение целого ряда вопросов, которые ставит социалистическое хозяйство, оказалось ей не под силу. Рыболовство требует составления точных промысловых прогнозов, прогнозов сроков миграции промысловых рыб (сельдь, треска, хамса и т. д.) и проведения эффективных мер по сохранению запасов хозяйственно ценных объектов промысла. Рыбоводство ждет указаний относительно методов разведения и выращивания таких видов рыб, о которых раньше не могло быть и речи, например осетровых рыб, причем вопрос идет не только о выращивании мальков, но и о массовом разведении кормовых беспозвоночных.

В связи с постройкой грандиозных водохранилищ встают вопросы о необходимости давать прогнозы массового развития организмов, особенно вызывающих цветение. Прежние методы описательной гидробиологии явно недостаточны для решения подобных проблем. Широкое развитие за последнее время методов количественного изучения водной фауны, несмотря на то, что оно имеет важное значение, никоим образом не решает вопроса. Основным препятствием для успешного разрешения подобных проблем является отсутствие знаний по экологии и физиологии водных организмов. Создалось одностороннее, неправильное представление о том, что конечной целью гидробиологического (экологического) исследования является описание населения водоемов в комплексе с изучением гидролого-гидрохимического режима. Изучение адаптации, как правило, ограничивалось исследованием морфологических особенностей организма. Отсутствие эколого-физиологического звена в огромном большинстве гидробиологических работ сказывается роковым образом на развитии теоретической мысли. Особенно ярко это отражается на развитии теоретических представлений в области ценологии. Основной задачей гидробиологии является изучение водных биоценозов. За полвека своего существования гидробиология накопила поистине грандиозный описательный материал, между тем теоретические обобщения в этой области совершенно незначительны, бедны, слабо помогают при решении практических вопросов.

Учение о водных биоценозах не может успешно прогрессировать без развития аутэкологии, а изучение экологии отдельных видов должно развиться на физиологической основе. Это совершенно ясно, иного пути быть не может. Изучение адаптивных свойств важнейших форм и притом не только в морфологическом, но и в физиологическом отношениях является насущной задачей. Эти установки должны быть всемерно отражены в гидробиологических руководствах, предназначенных для воспитания молодых спе-

циалистов. С этой точки зрения более удачно подошел к своей задаче Везенберг Лунд, опубликовавший недавно большую книгу под названием: «Biologie der Süsswassertiere. Wirbellose Tiere» (нем. изд. 1939 г.). Автор также ведет описание по систематическим группам. (Vermes, Mollusca, Arthropoda и т. д.), однако таблицы составлены не далее семейств. В тексте уделено больше внимания экологии отдельных видов, представляющих выдающийся интерес или по своему значению для биологии пресноводных бассейнов, или по своим адаптивным эколого-физиологическим особенностям. Именно эти вопросы стоят в центре внимания автора. Такой план изложения позволяет автору уделить достаточно внимания новым данным по биологии разных видов как по собственным наблюдениям, так и по наблюдениям других авторов. Несколько примеров. При описании моллюсков приводятся новейшие данные о строении и функции radula Gastropoda, всесторонне рассматривается вопрос о значении жабр Lamellibranchiata как органа, выполняющего три функции — дыхания, заглатывания пищи, приспособления для развития молоди; наконец, обсуждается вопрос о роли моллюсков как фактора- илообразования. В главе об Ostracoda приводится весьма показательная таблица рисунков конечностей плавающих и лазающих видов, причем Везенберг Лунд обращает внимание читателя на то, что изучение конечностей этих ракообразных чрезвычайно интересно с точки зрения изучения соответствия между строением конечностей и их функцией в связи с приспособлением и различными условиями существования. При изложении материала о Cladocera автор много останавливается на вопросе о чередовании бесполого и полового размножения, приводя новейшие данные по вопросу о факторах, обусловливающих эти изменения в характере размножения. На общем фоне изложения систематических и эколого-морфологических особенностей данной группы животных такие более подробные экскурсы в область экологии и физиологии чрезвычайно интересны и поучительны.

Возвращаясь после этих замечаний к рецензируемой книге, я все же хочу обратить внимание на то, что она представляет значительную ценность уже по одному тому, что она написана нашими лучшими специалистами, в ней содержится точный, хорошо подобранный материал, который с успехом может быть использован и для педагогической, и для исследовательской работы. Четыре тысячи экземпляров — это небольшой тираж. Скоро потребуется второе издание, поэтому я считаю необходимым обратить внимание на некоторые недочеты, которые хотелось бы видеть в дальнейшем устраненными. Мне думается, что сведения по анатомии и морфологии не должны быть кратким повторением общих сведений, сообщаемых в учебниках по зоологии, они должны носить более специальный характер и должны быть даны в эколого-физиологическом освещении. На конкретном материале по биологии отдельных видов необходимо подробнее остановиться на общих вопросах, без разработки которых невозможно развитие учения о водных биоценозах и их экологии, включая и проблему продуктивности. Необходимо помнить, что вопросы об овладении массовым развитием гидробионтов, о прогнозах массового развития поставлены уже в порядок дня. Зоологосистематические принципы не должны превалировать над гидробиологическими. Например, Hymenoptera и Tendipedidae играют в жизни пресных вод абсолютно несоизмеримые роли, а между тем этим двум группам в учебнике отведено почти одинаковое место. Определители в настоящее время крайне нужны, но определительные таблицы до родов недостаточны. По некоторым важнейшим семействам и родам необходимо дать таблицы с описанием до видов. Если уже приходится экономить место, то едва ли целесообразно давать краткий определитель по рыбам с определительными таблицами до родов, когда имеется прекрасный полный определитель, составленный тем же автором — Л. С. Бергом. Не следует делать книгу слишком элементарной.

Мне думается, что лучше было бы растянуть издание на несколько лет, начав с более полного описания немногих, но наиболее важных в гидробиологическом отношении групп, с тем чтобы впоследствии заполнить этот пробел изданием дополнительного тома.

Насущной задачей на ближайшее будущее попрежнему остается издание определителя по важнейшим группам пресноводных организмов, хотя бы типа B. Eyferths Einfachste Lebensformen.

Ответственный редактор акад. *В. Л. Комаров*

Подписано к печати 16/V 1942 г.
Л-55143 Объем $10^{1}/_{4}$ печ. л. 15,8 уч.-изд. л. Тираж 700 экз. Цена 18 руб. Заказ 592

18-я типография треста «Полиграфкнига». Москва, Шубинский пер., 10